Volume 2. — N° 2. *(Trimestriel).* Avril-Mai-Juin 1960

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL
DE LA
RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE A^bis

ANNALES DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE



INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

AVIS AUX LECTEURS

Les services de l'Institut National de la Recherche Agronomique sont transférés 149, rue de Grenelle, Paris-VII[e] (tél. INV 41-09).

La liste des Annales publiée par l'Institut s'établit comme suit au 1[er] janvier 1960 :

ANNALES AGRONOMIQUES. — Agronomie générale et science du sol — couverture crème — 6 fascicules par an d'environ 120 pages.

ANNALES DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE. — Couverture bleue — 4 fascicules par an d'environ 50 pages.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES. — Couverture verte — 4 fascicules par an d'environ 120 pages.

ANNALES DES ÉPIPHYTIES. — Couverture rouge — 4 fascicules par an d'environ 120 pages.

ANNALES DE L'ABEILLE. — Couverture ocre — 4 fascicules par an d'environ 80 pages.

ANNALES DE ZOOTECHNIE. — Couverture jaune — 4 fascicules par an d'environ 120 pages.

ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE. — Couverture grise — 4 fascicules par an d'environ 120 pages.

Une nouvelle série sera publiée à partir de juillet 1960 : **LES ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE ET BIOPHYSIQUE.**

(Voir en page 3 de la couverture les conditions nouvelles d'abonnement.)

PUBLICATIONS RÉCENTES :

LA PHYSIOLOGIE DE L'INSECTE : Les grandes fonctions, le comportement, écophysiologie, par R. Chauvin. Un fort volume relié de 918 pages.............. **35** NF ; Franco............. **38** NF

LA PHYSIOLOGIE DU VER A SOIE, par J.-M. Legay. Une plaquette brochée.............. **8** NF ; Franco.............. **8,50** NF

Les commandes d'ouvrages doivent être adressées au Régisseur des publications, 149, rue de Grenelle Paris-VII[e].

Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des publications, par virement postal, à son compte courant : Paris 9064-43 ou par bons U. N. E. S. C. O.

LES ACIDES ORGANIQUES DE LA FÉVEROLE *(VICIA FABA L. MINOR)* : COMPARAISON ENTRE FEUILLES, RACINES, NODOSITES; INFLUENCE DE LA DEFICIENCE EN POTASSIUM

PAR

Y. COÏC et Mme C. LESAINT

Station centrale de Physiologie végétale, Versailles.

PLAN DU MÉMOIRE

I. — Introduction.

II. — Techniques (Résumées) :
Échantillonnage. Fixation. Extraction. Analyses.

III. — Comparaison des acides organiques des feuilles, racines, nodosités de la plante normale.
Teneurs en acides totaux et organiques.
Comparaison Feuilles-Racines.
Comparaison Racines-Nodosités.

IV. — Influence de la déficience en potassium,
Teneur en acides organiques.
Variations d'ordre général.
Variations particulières.

Résumé.

I. — Introduction.

La quantité d'acides organiques trouvée dans les plantes est particulièrement grande, en raison de l'existence d'une grosse vacuole dans la cellule végétale. Dans cette vacuole, de nombreuses substances minérales et organiques s'accumulent et parmi celles-ci des acides organiques liés ou non à des éléments minéraux. Cet aspect particulier de l'accumulation

des acides organiques chez les plantes pose des problèmes physiologiques et agronomiques. Dans ce mémoire nous étudions les acides organiques de la Féverole (*Vicia faba* L. *minor*) : comparaison des acides organiques des feuilles et des racines, puis des racines et nodosités, et l'influence de la déficience en potassium.

II. — Techniques

La féverole était cultivée sur deux types de parcelles de terre : les unes bien pourvues de tous les éléments nutritifs : K ; les autres très déficientes en potassium : K_0 (parcelles ayant une teneur de 0,050 p. 1 000 environ de K_2O échangeable et n'ayant pas reçu d'engrais potassique).

Échantillonnage.

Le prélèvement a eu lieu le 6 juin 1958 en fin de matinée. Nous avons pris les quatrième, cinquième et sixième feuilles à partir du bas de la tige, une partie des racines (racine pivotante et racines adventives) et toutes les nodosités.

Fixation, extraction, analyse.

Les procédés de fixation, extraction et analyse, sont ceux décrits par L. Roux et Mme C. Lesaint (1).

La fixation du matériel végétal étant obtenue en plongeant les organes échantillonnés dans l'alcool à 96° bouillant, il est compréhensible que nous n'ayons pas fait l'étude des acides cétoniques et des acides volatils.

Comme il a été indiqué par les auteurs cités (1) les extractions successives par l'alcool à 80° chaud (première extraction-fixation), l'alcool à 60° froid, et l'eau en présence de résine cationique (extraction acide, l'acide étant la Dowex 50) permettent d'obtenir quantitativement des acides organiques libres et salifiés, en particulier l'acide citrique... et oxalique.

La séparation des acides organiques est faite d'une part sur gel de silice, et d'autre part sur résine anionique Dowex 1, ces deux techniques ayant chacune leurs avantages (1) et se complétant bien.

Les trois graphiques ci-dessous, portant en abscisses le numéro des tubes du collecteur de fractions et en ordonnées la quantité d'acide de chaque tube en microéquivalents, les flèches indiquant le changement d'éluant, représentent la séparation des acides contenus dans 1 milliéquivalent d'acidité totale de feuilles, racines, nodosités sur gel de silice.

III. — Comparaison des acides organiques (libres + salifiés) des feuilles, racines, et nodosités, de la plante normale

TABLEAU I

	Matière sèche % de matière fraîche	Acidité totale % de matière fraîche (en méq.)	Acidité organique		
			% de m. f. (méq.)	% de m. s. (méq.)	% de l'acidité totale
K					
Feuilles	10,4	24,0	13,6	130	57
Racines	8,4	10,0	3,2	38	32
Nodosités	17,2	13,3	5,2	30	39
K_0					
Feuilles	11,0	26,2	23,2	210	89
Racines	13,9	11,8	4,3	31	36
Nodosités	18,1	14,6	6,5	36	45

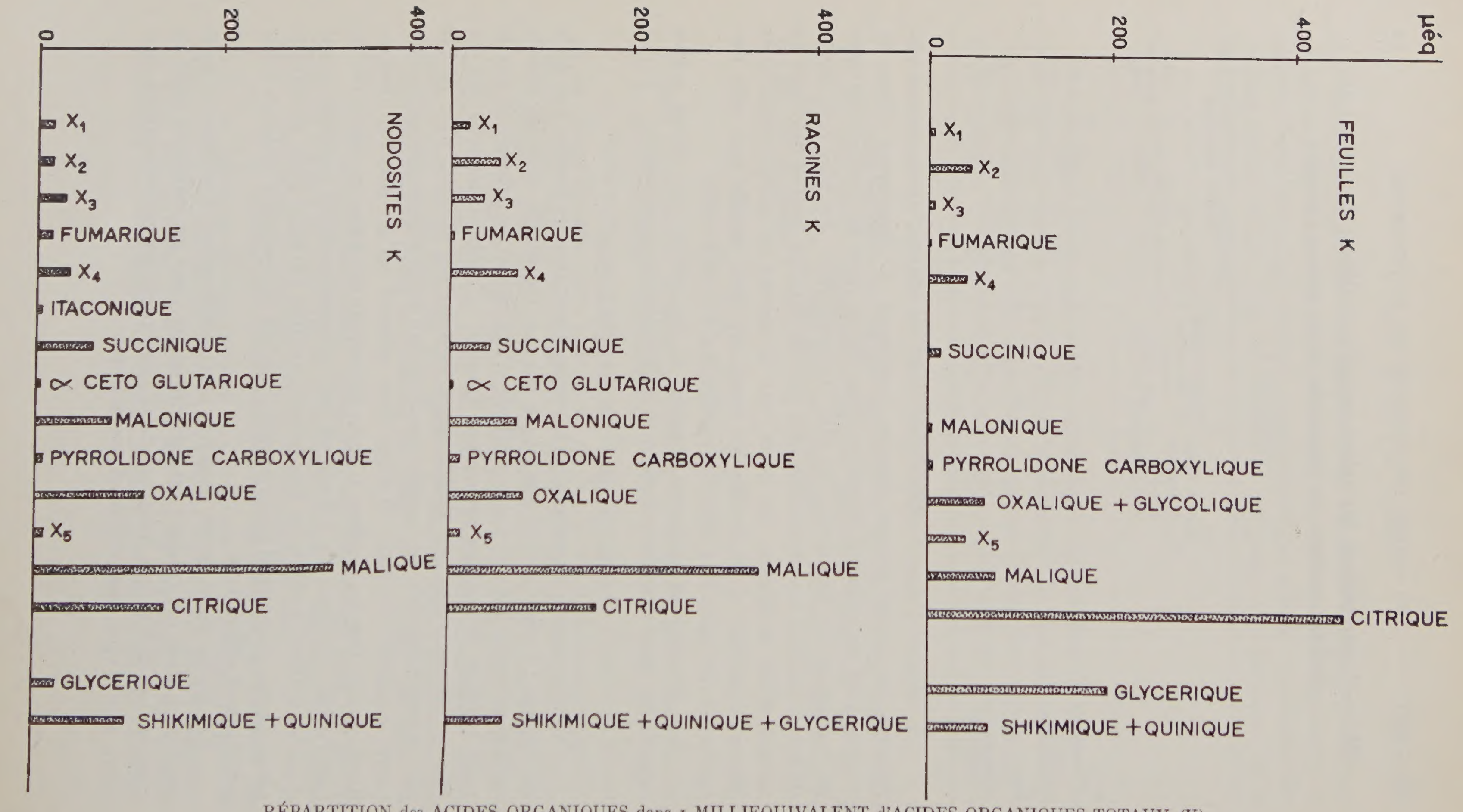
Le tableau I nous montre que, dans les plantes normalement alimentées, les acides totaux extraits (minéraux + organiques, libres et salifiés) sont en quantité beaucoup plus élevée dans les feuilles que dans les racines et les nodosités. De plus, la proportion d'acides organiques (libres et salifiés) est nettement plus grande dans les feuilles que dans les racines et les nodosités. De sorte que la teneur en acides organiques (libres et salifiés) de la feuille est beaucoup plus grande que celle des racines et des nodosités, celle des racines étant la plus faible.

Les graphiques suivants donnent la répartition des divers acides organiques dans 1 milliéquivalent d'acidité organique extraite.

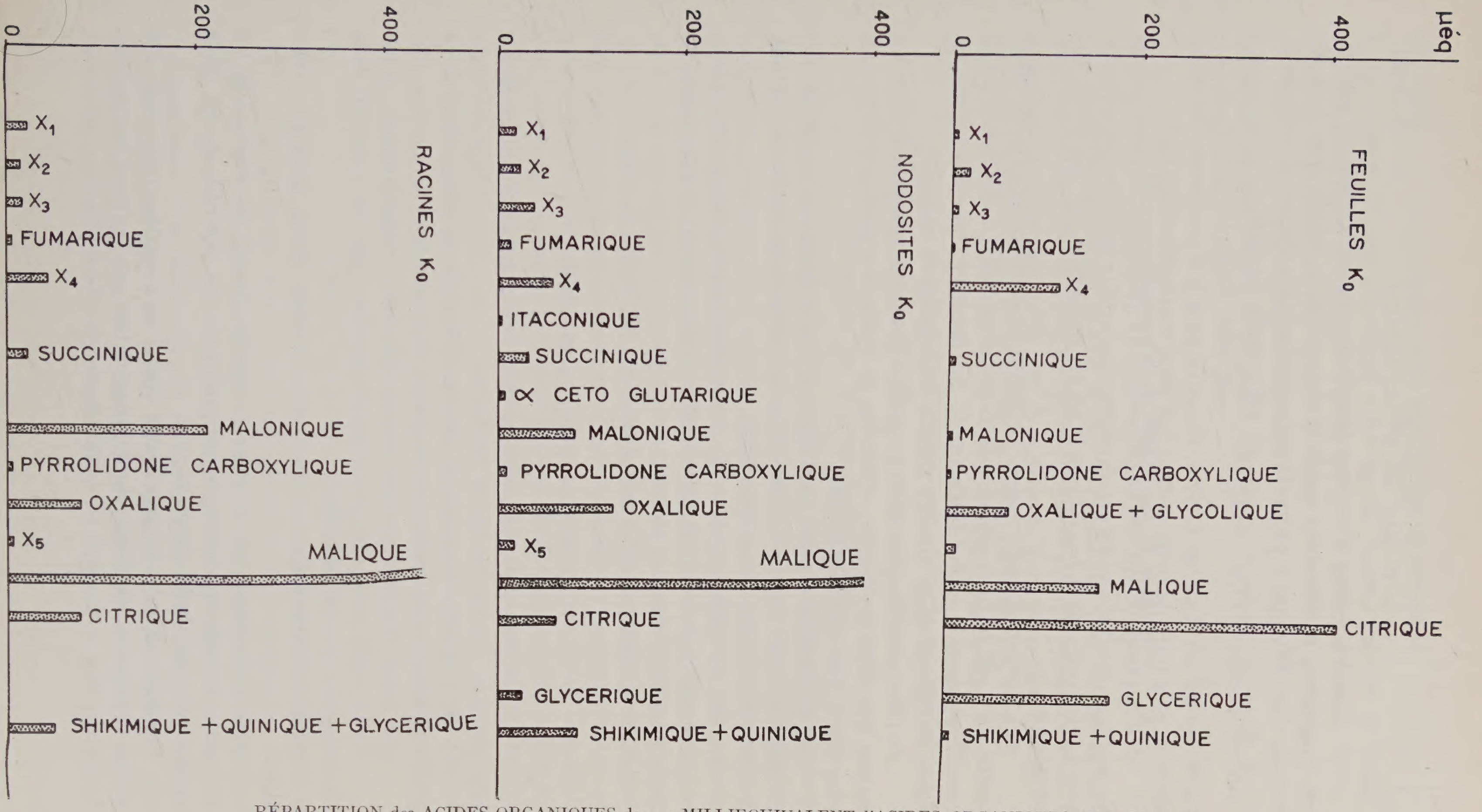
COMPARAISON FEUILLES-RACINES.

Nous trouvons les mêmes acides organiques dans les feuilles que dans les racines : l'acide α céto-glutarique n'a pas été décelé dans les feuilles mais nous avons dit que notre méthode d'extraction ne permettait pas de tenir compte des acides cétoniques trouvés ; l'acide aconitique qui est élué en même temps que l'acide malonique sur gel de silice n'est décelé par chromatographie sur papier que lorsque l'acide malonique est en très petite quantité (feuilles). Il n'est donc présent qu'en quantité insignifiante même dans les feuilles. L'acide glycolique qui passe en même temps que l'acide oxalique n'a été décelé par chromatographie sur papier que dans les feuilles et existe en très petite quantité. Quand l'acide glycérique est en petite quantité, il passe parfois en même temps que le mélange acide quinique et shikimique.

Ces explications étant données, on constate que la *composition* de la fraction « acide organique » est très différente pour les feuilles et pour les racines. Les différences fondamentales concernent les acides citrique, malique, glycérique, malonique et succinique.



RÉPARTITION des ACIDES ORGANIQUES dans 1 MILLIEQUIVALENT d'ACIDES ORGANIQUES TOTAUX (K)



RÉPARTITION des ACIDES ORGANIQUES dans 1 MILLIEQUIVALENT d'ACIDES ORGANIQUES TOTAUX (K_0)

1°) Dans les feuilles il y a une *proportion* énorme d'acide citrique et une proportion relativement faible d'acide malique, tandis que dans les racines c'est l'inverse : proportion forte d'acide malique et nettement moindre d'acide citrique : le rapport $\frac{\text{méq. acide citrique}}{\text{méq. acide malique}}$ est de 6 dans les feuilles et de 0,5 dans les racines, de sorte qu'il y a une *teneur* en acide malique plus forte dans les racines que dans les feuilles fraîches.

2°) L'acide glycérique est en proportion (et quantité) très grande dans les feuilles, c'est lui qui occupe quantitativement la seconde place (après l'acide citrique). Dans les racines il est en proportion (et quantité) insignifiante.

3°) L'acide malonique existe en petite proportion dans les feuilles, tandis qu'il est en forte proportion dans les racines. La différence est si considérable que l'on peut évidemment dire la même chose des teneurs en acide malonique de la matière fraîche des feuilles et racines.

4°) L'acide succinique est en *proportion* beaucoup plus grande dans les racines que dans les feuilles. Toutefois la *teneur* des feuilles fraîches est plus élevée que celle des racines.

La proportion d'acide oxalique qui est relativement grande, est analogue pour les feuilles et les racines. De même pour l'acide fumarique qui, lui, est en proportion très faible.

La somme acide quinique + acide shikimique occupe une place relativement importante dans les feuilles et les racines, la proportion en étant plus faible dans les racines.

Nous ne dirons rien des acides inconnus X_1, X_2 X_3, X_4, X_5,

Comparaison Racines-Nodosites.

Il est intéressant de comparer les nodosités aux racines car les nodosités ont pour origine des tissus racinaires.

Il est d'ailleurs frappant de voir la *similitude de composition de la fraction « acides organiques » des racines et des nodosités.*

Ceci étant, il existe quelques petites différences remarquables :

1°) Un acide rencontré peu souvent dans les végétaux apparaît dans les nodosités : *l'acide itaconique.*

2°) L'acide glycérique est en proportion plus élevée dans les nodosités.

3°) L'acide fumarique est en proportion beaucoup plus élevée dans les nodosités. L'acide succinique est en proportion un peu plus élevée. Il en est de même de l'acide oxalique.

Ces différences, peu importantes quand on considère l'ensemble des acides organiques, sont cependant remarquables car on peut vraisemblablement y voir la marque du métabolisme microbien (*Bacillus radicicola*).

En particulier, l'acide itaconique a été signalé comme produit du métabolisme glucidique de quelques champignons (*Aspergillus terreus*) et proviendrait de la décarboxylation enzymatique de l'acide *cis*-aconitique (2).

Les graphiques suivants permettent de comparer les teneurs en divers acides organiques des feuilles, racines, nodosités fraîches de féveroles normales.

IV. — Influence de la déficience en potassium

Nous avons indiqué que la carence en potassium était sévère, ce que confirme la baisse de la teneur en potassium de la matière sèche des feuilles et racines. Il est remarquable que la teneur en potassium des nodosités n'ait pas baissé de façon aussi sévère que celle des feuilles et racines.

	K % de matière sèche		
	Feuilles	Racines	Nodosités
Parcelles K	3,1	1,6	1,2
Parcelles Ko	0,54	0,23	0,8

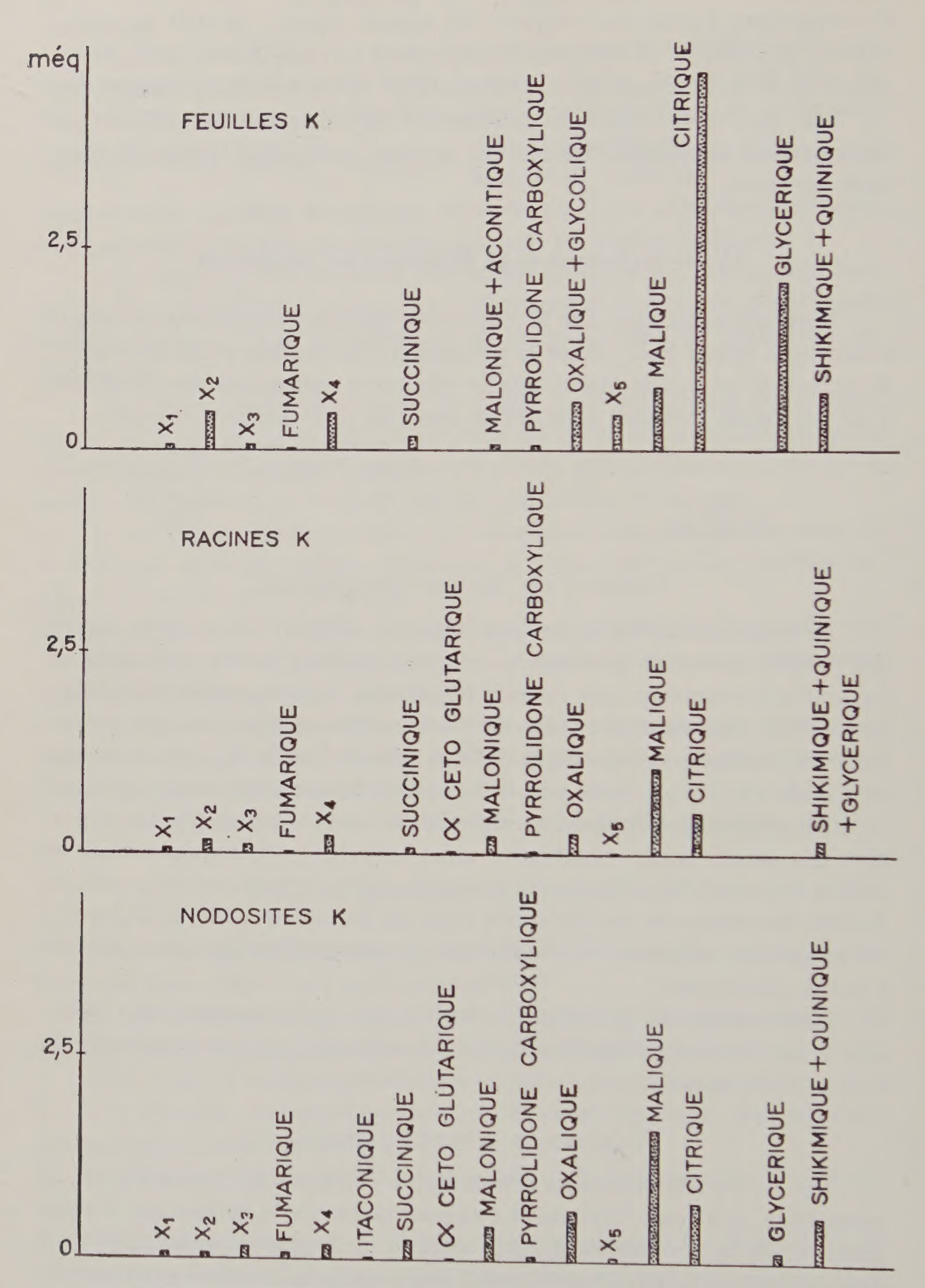
Teneurs en Acides Organiques.

La teneur en acides organiques (libres et salifiés) de la matière fraîche des feuilles s'accroît fortement, celle des racines et des nodosités ne variant pas beaucoup. Les teneurs de presque tous les acides organiques des feuilles augmentent : celles de l'acide citrique, malique, glycérique, oxalique, malonique, fumarique et aussi celle de l'acide X_4. Mais la teneur de l'acide succinique varie peu et la teneur de la somme acide quinique + acide shikimique diminue considérablement. Il s'ensuit que la proportion des divers acides organiques dans les acides organiques totaux se trouve très modifiée. Bien que la teneur en acides organiques de la matière fraîche des racines et des nodosités n'ait pas beaucoup varié, la déficience en potassium a néanmoins bouleversé la composition de cette fraction « acides organiques ».

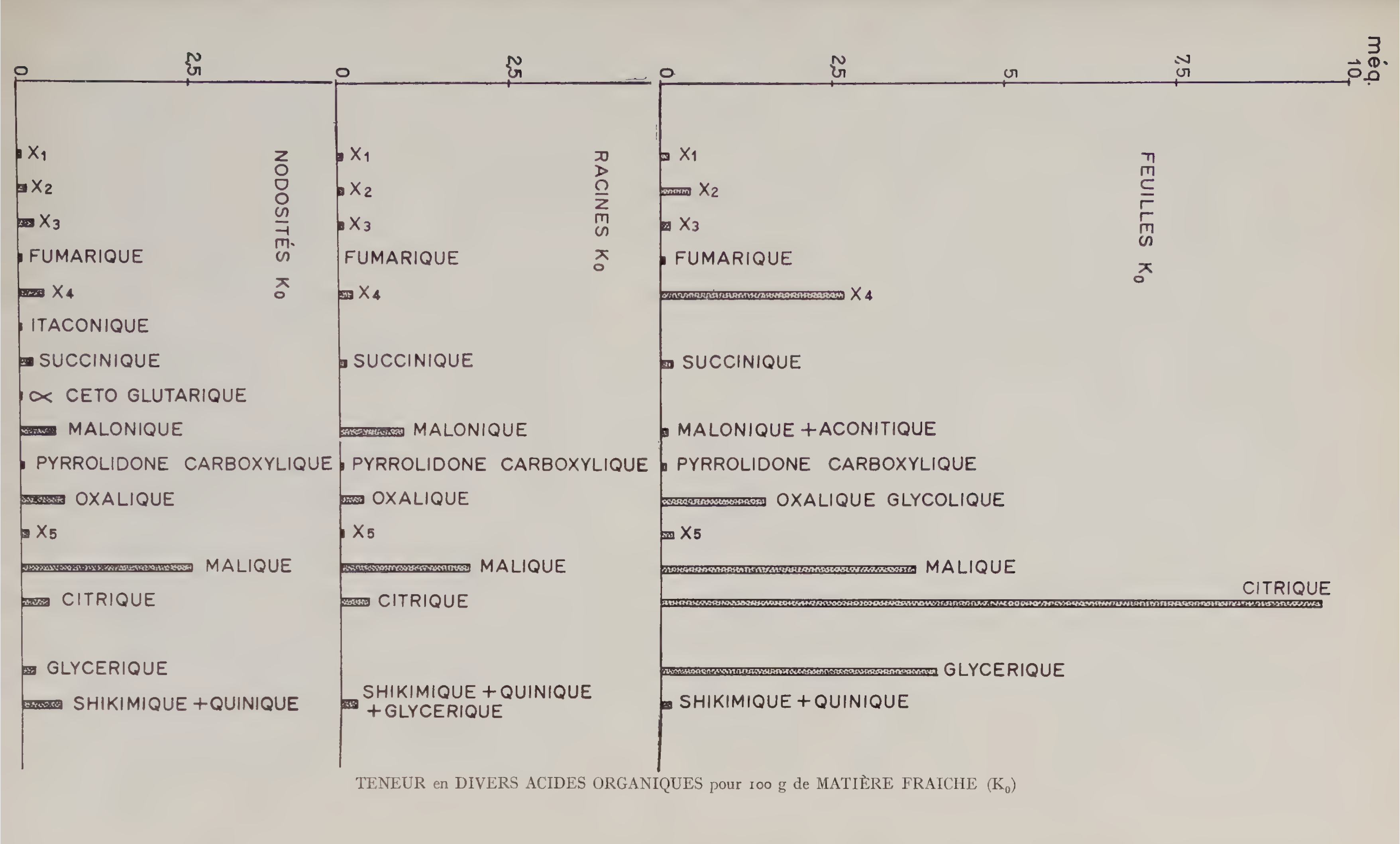
Nous essaierons de distinguer les variations d'ordre général, c'est-à-dire celles intéressant feuilles, racines et nodosités, de celles particulières à l'un de ces organes.

Variations d'ordre général.

1°) La variation la plus remarquable concerne la diminution de la proportion de l'acide citrique et l'augmentation de la proportion d'acide malique. Si la proportion d'acide citrique a diminué considérablement dans les racines et les nodosités sous l'influence de la carence en potassium, la diminution a été beaucoup plus faible dans les feuilles où cet acide est l'acide prépondérant. Par contre la proportion d'acide malique s'est accrue considérablement dans tous les organes : feuilles, racines, nodosités.



TENEUR en DIVERS ACIDES ORGANIQUES pour 100 g de MATIÈRE FRAICHE (K)



TENEUR en DIVERS ACIDES ORGANIQUES pour 100 g de MATIÈRE FRAICHE (K_0)

Il en résulte que le rapport $\frac{\text{méq. acide citrique}}{\text{méq. acide malique}}$ *s'est abaissé fortement sous l'influence de la carence en potassium*, passant de 6 à 2,6 dans les feuilles, de 0,5 à 0,23 dans les racines et de 0,45 à 0,16 dans les nodosités.

2°) La proportion d'acide succinique a diminué très nettement dans les trois organes.

3°) La proportion de la somme acide quinique + acide shikimique a baissé de façon générale ; mais la baisse a été spectaculaire dans les feuilles, alors qu'elle est légère dans les racines et nodosités.

Variations particulières.

On a indiqué la baisse particulièrement considérable de la proportion de la somme acide quinique + acide shikimique dans les feuilles.

Dans les racines, on note une très forte hausse de la proportion d'acide malonique, alors que cette proportion ne varie pas dans les feuilles et nodosités.

L'acide itaconique qui n'existe (en petite quantité) que dans les nodosités voit sa proportion baisser nettement sous l'influence de la carence en potassium.

Il y a, aussi, lieu de noter les faibles variations des proportions d'acide fumarique et d'acide glycérique dans les trois organes, et surtout la fixité de la proportion d'acide oxalique.

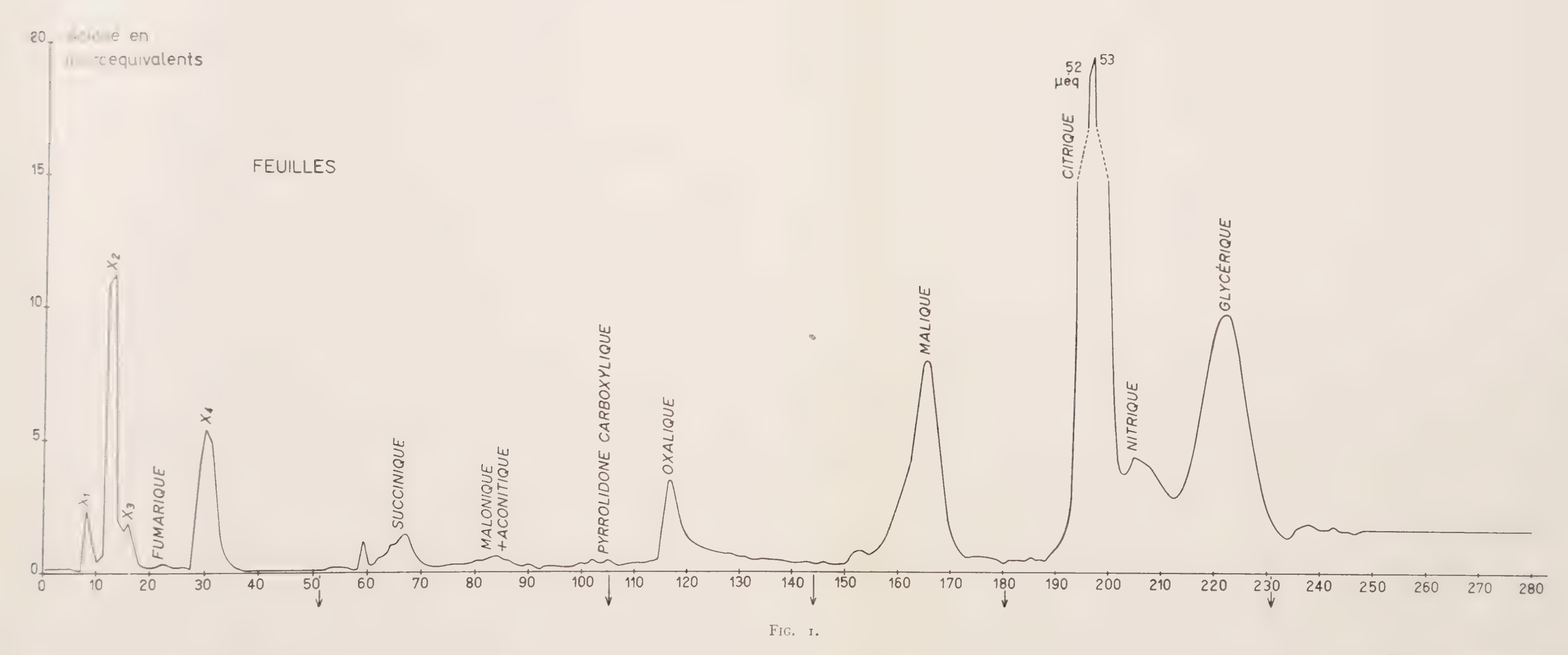
Résumé

Nous avons comparé les acides organiques (libres et salifiés) des feuilles, racines, nodosités de féverole (*Vicia faba L. minor*) prélevées avant floraison, et recherché l'influence de la déficience en potassium. Les techniques de fixation du matériel végétal, d'extraction et d'analyse (séparation d'une part sur gel de silice et, d'autre part sur Dowex 1) ont été décrites en détail ailleurs (1).

Comparaison des acides organiques des feuilles, racines, nodosités.

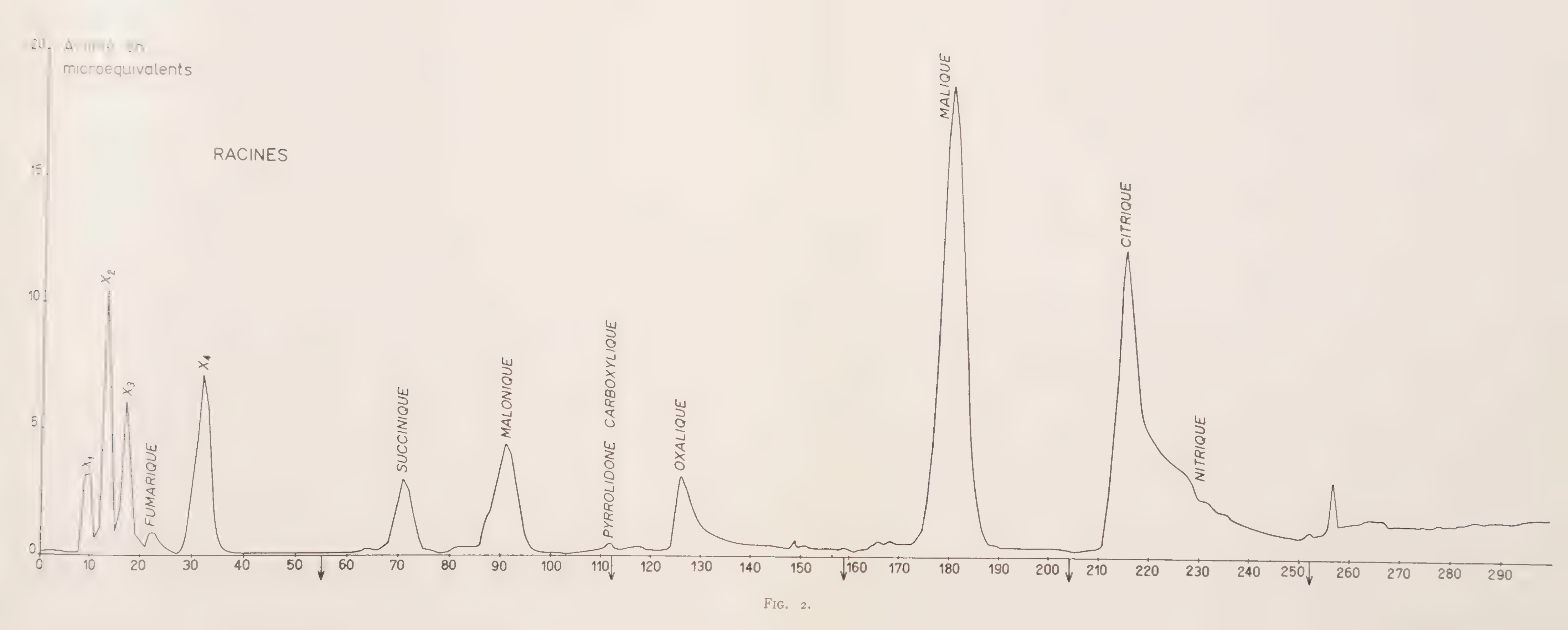
L'acidité totale extraite (minérale + organique, libre et salifié) est beaucoup plus élevée dans les feuilles que dans les racines et nodosités. Il en est de même de la proportion d'acides organiques dans les acides totaux ; de sorte que les feuilles contiennent une teneur en acides organiques beaucoup plus élevée que celle des racines et nodosités.

Les mêmes acides organiques sont trouvés dans les feuilles et les racines mais la proportion de chacun d'entre eux est très différente pour les deux organes : dans les feuilles il y a une proportion énorme d'acide



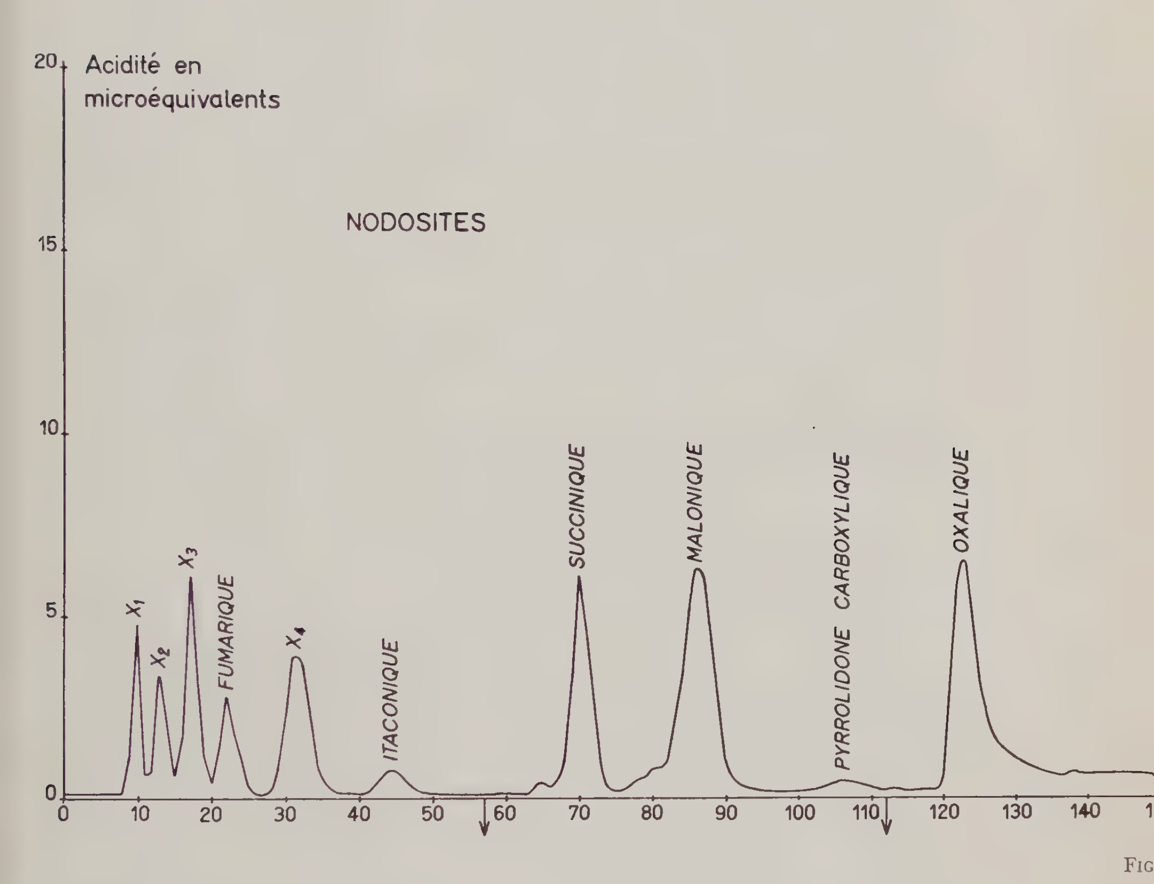
Acide en microequivalents
FEUILLES
X1
X2
X3
FUMARIQUE
X4
SUCCINIQUE
MALONIQUE +ACONITIQUE
PYRROLIDONE CARBOXYLIQUE
OXALIQUE
MALIQUE
CITRIQUE
52 µeq
53
NITRIQUE
GLYCÉRIQUE
0
5
10
15
20
0 10 20 30 40 50 60 70 80 90 100 110 120 130 140 150 160 170 180 190 200 210 220 230 240 250 260 270 280

Fig. 1.



Acidité en microequivalents
RACINES
X1
X2
X3
FUMARIQUE
X4
SUCCINIQUE
MALONIQUE
PYRROLIDONE CARBOXYLIQUE
OXALIQUE
MALIQUE
CITRIQUE
NITRIQUE

Fig. 2.



Acidité en
microéquivalents
NODOSITES
X1
X2
X3
FUMARIQUE
X4
ITACONIQUE
SUCCINIQUE
MALONIQUE
PYRROLIDONE CARBOXYLIQUE
OXALIQUE
0
5
10
15
20
0
10
20
30
40
50
60
70
80
90
100
110
120
130
140

FIG

citrique et relativement petite d'acide malique, alors que c'est l'inverse dans les racines ($\frac{\text{méq. acide citrique}}{\text{méq. acide malique}}$ = 6 dans les feuilles et 0,5 dans les racines). L'acide glycérique est en grande proportion et quantité dans les feuilles (seconde place) et en proportion insignifiante dans les racines. L'acide malonique, en très petite proportion dans les feuilles est en forte proportion dans les racines. L'acide succinique est en proportion beaucoup plus forte dans les racines que dans les feuilles mais la teneur des feuilles fraîches en cet acide est néanmoins plus élevée que celle des racines. D'autres acides comme l'acide oxalique (en forte proportion), l'acide fumarique (en très faible proportion), la somme acide quinique + acide shikimique (en assez forte proportion) ont des proportions analogues ou assez peu différentes.

Il est frappant de constater la similitude de composition de la fraction « acides organiques » des racines et nodosités. Toutefois un acide : l'acide itaconique n'a été trouvé que dans les nodosités. Les acides glycérique et fumarique sont en proportions plus élevées dans les nodosités que dans les racines.

La déficience sévère en potassium a provoqué une augmentation très forte de la teneur en « acides organiques » des feuilles mais peu ou pas des racines et nodosités. Elle a bouleversé la composition de la fraction « acides organiques » : le rapport $\frac{\text{méq. acide citrique}}{\text{méq. acide malique}}$ s'est considérablement abaissé dans les trois organes, de même pour les proportions d'acide succinique et de la somme acide quinique + acide shikimique (baisse surtout forte de cette somme dans les feuilles).

La proportion d'acide malonique a fortement augmenté dans les racines et pas dans les feuilles et nodosités. La proportion d'acide itaconique des nodosités baisse considérablement sous l'influence de la déficience en potassium.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) Roux (M. L.) et Lesaint (Mme C.). — Mise au point d'une technique de détermination des acides organiques chez les végétaux. *Ann. Physiol. Vég.*, *n°* 1, p. 83-91, 1959.

(2) Bentley (R.) et Thiessen (C. P.). — Biosynthesis of itaconic acid in *Aspergillus Terreus*. I : Tracer studies with C^{14} labebed substrates. — II : Early stages in glucose dissimilation and the role of citrate. — III : The properties and reaction mechanism of cis-aconitic acid decarboxylase. *J. Biol. Chem.*, **226**, p. 673-687, 689-701, 703-720, 1957.

ANN. PHYSIO. VÉG. (2, 1960)

LIMITES DU DOMAINE DE SOLUBILITÉ DE LA ZÉINE DANS LES MÉLANGES EAU-ÉTHANOL

PAR

J. MOSSÉ

Station centrale de Physiologie végétale, Versailles [1]

I. — Introduction.

La solubilité de la zéine a déjà fait l'objet de plusieurs travaux. Certains d'entre eux envisagent la nature des solvants possibles pour cette protéine : solvants organiques pour la plupart, purs (1) ou mixtes et dans ce dernier cas binaires (2-5) ou ternaires (6), l'un des constituants étant alors presque toujours de l'eau, du méthanol, ou de l'éthanol. EVANS et MANLEY ont ainsi pu dissoudre la zéine dans soixante-dix solvants organiques purs différents (1) et ils ont étudié le comportement de nombreux solvants binaires. Aussi cette protéine est-elle probablement celle pour laquelle on connaît, de loin, le plus grand nombre de solvants.

Plusieurs de ces travaux comportent en outre des évaluations relatives au seuil de précipitation (ou point de trouble), en fonction de la température, pour une concentration déterminée de zéine.

Dans un solvant pur, la température du point de trouble est uniquement fonction de la proportion de protéine. On peut alors comparer différents solvants purs par la température de ce point de trouble pour une même concentration en zéine (1).

Avec un solvant mixte, le seuil de précipitation dépend des paramètres suivants : température, concentration en protéine et proportions mutuelles des constituants du solvant. Le nombre de ces paramètres se réduit à 3 pour un solvant binaire et l'on peut alors étudier la relation entre deux d'entre eux en fixant la valeur du troisième.

Pour une concentration fixe de zéine, des domaines de solubilité peuvent ainsi être déterminés : sur un diagramme où l'on porte en abscisse la composition du solvant binaire et en ordonnée la température (fig. 1), un tel domaine est en général intérieur à une courbe en forme d'U [2]

[1] Avec la collaboration technique de P. GUYON.

[2] Ceci, dans le cas le plus fréquent de mélanges binaires dont aucun des deux constituants n'est solvant à l'état pur.

tournant sa concavité vers les températures élevées et présentant un minimum compris, pour la grande majorité des mélanges solvants, entre — 20 et + 20°C (4, 5, 7).

Outre les liquides organiques, l'eau et les solutions aqueuses forte-

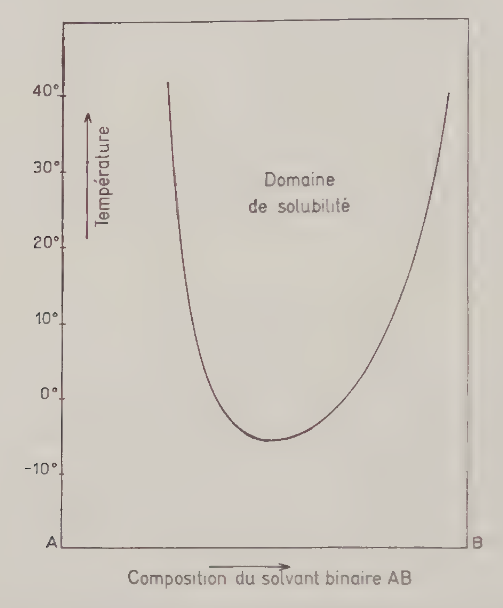


Fig. 1. — Domaine de solubilité de la zéine dans un solvant binaire A B : courbe des températures d'apparition d'un trouble en fonction de la eomposition du solvant pour une proportion de zéine constante.

ment acides ou basiques peuvent dissoudre la zéine, et le pH intervient alors comme paramètre supplémentaire (8-10).

Si jusqu'ici on a étudié l'influence de la température ou du pH sur la solubilité de la zéine, le rôle de la concentration de cette protéine a par contre été à peu près totalement négligé. Ce point de vue a été envisagé dans deux travaux différents.

Dans le premier, dû à Galeoti et Giampalmo (6), la solubilité de la zéine a été étudiée dans des solvants binaires ou ternaires, en évaluant la quantité de protéine dissoute en fonction de la composition du solvant mixte. Malheureusement ces auteurs ont mesuré tout autre chose que la solubilité de la zéine. Leur méthode, en effet, consiste à mettre différentes quantités de zéine (en poudre) en contact avec des échantillons de solvants de différentes compositions, et à évaluer non pas la composition des mélanges limites pour lesquels toute la zéine est dissoute, mais la quantité de zéine dissoute dans une des deux phases en équilibre lorsque cette protéine n'est que partiellement soluble, c'est-à-dire lorsqu'elle se trouve subir un partage ; dans de telles conditions, la zéine est automa-

tiquement soumise à un fractionnement, et des mesures de solubilité n'ont plus aucun sens, ainsi que nous l'avons déjà montré ailleurs (11).

D'autre part DILL signale, sans en donner de justification expérimentale, que la position et la forme de la courbe de température de précipitation (fig. 1) sont indépendantes de la concentration en zéine (4). Il en résulte que la solubilité de la zéine ne dépendrait pas de sa concentration.

C'est ce qu'entre autres choses nous nous sommes proposé de vérifier dans le présent travail qui a pour objet l'établissement de courbes de solubilité de la zéine reliant la composition en zéine à celle du solvant, à température fixe. On s'est limité au mélange eau-éthanol, qui est le plus fréquemment utilisé jusqu'ici dans les études physicochimiques sur la zéine, et on a déterminé le domaine de *solubilité absolue* de la zéine dans les mélanges eau-éthanol, domaine dont on sait *a priori* que, pour des concentrations de quelques pour cent en zéine, il s'étend approximativement entre 50 et 85 p. 100 d'éthanol. La zéine se range en effet parmi les prolamines, protéines insolubles dans l'eau pure ou dans l'éthanol, mais solubles dans le mélange des deux en proportions convenables.

Nous rappelons que la *solubilité absolue* d'une substance hétérogène ou polydisperse (comme l'est la zéine) ou plus généralement d'un mélange a été définie ailleurs (12), comme la proportion maximum de la substance ou du mélange considéré pouvant rester dissoute pour des valeurs déterminées des paramètres fixant l'état du système.

Dans les lignes qui suivent, après quelques données d'ordre pratique ou expérimental, nous envisagerons la détermination de la courbe de solubilité de la zéine du côté des fortes proportions en eau, puis en alcool, puis en zéine et nous terminerons en comparant les différentes parties de cette courbe à d'autres éléments du diagramme.

II. — Matériel et méthode.

La zéine utilisée provenait de la N. B. C. (Nutritional Biochemical Corporation) sous forme d'une poudre blanche facile à conserver.

Son taux d'azote, mesuré par KJELDAHL a été trouvé égal à 16,4 p. 100.

Cette poudre s'hydrate facilement à l'air et la quantité d'eau ainsi absorbée atteint rapidement une valeur constante de l'ordre de 70 mg d'eau par g de poudre anhydre.

L'analyse des mélanges eau-éthanol ou zéine-eau-éthanol a été conduite suivant une méthode déjà décrite dans un précédent article (13) : dosage de l'alcool éthylique par distillation d'un prélèvement et oxydation du distillat par un mélange sulfochromique dont on apprécie quantitativement le degré de réduction par spectrophotométrie à 257 mμ ; dosage de

la zéine, s'il y a lieu, par extrait sec à 110° ; et évaluation de l'eau par différence. Tous les résultats sont toujours exprimés en g du constituant considéré pour 100 g de mélange.

La composition pondérale de tels mélanges ou solutions est représentée graphiquement en portant, sur deux axes de coordonnées rectangulaires EA, EZ, en abscisse le pourcentage d'éthanol et en ordonnée le pourcentage de zéine (fig. 2), ce qui, avec l'avantage de coordonnées cartésiennes, revient tout simplement à un diagramme triangulaire isocèle rectangle zéine-eau-alcool (Z, E, A).

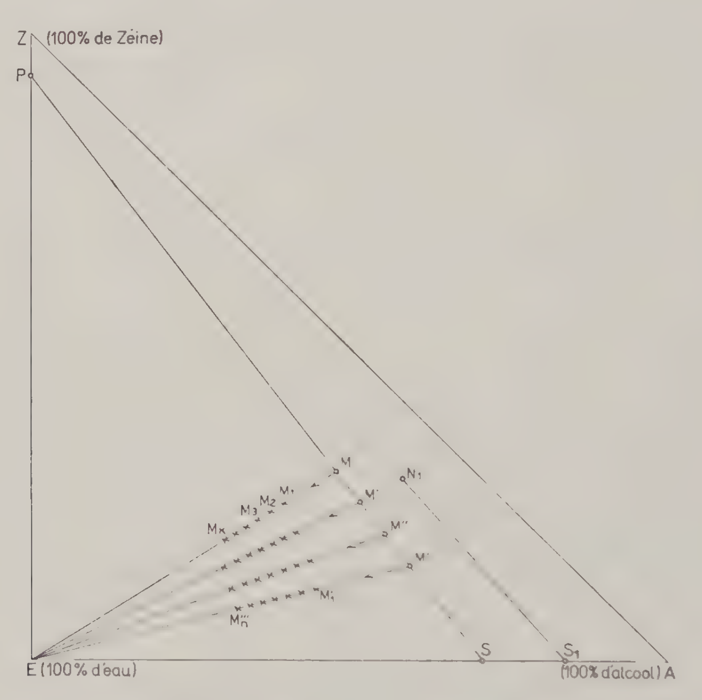


Fig. 2. — Schéma de principe de la préparation des échantillons pour des proportions de zéine inférieures à 30 p. 100.

Pour déterminer la courbe de solubilité, c'est-à-dire le seuil de précipitation (ou de coacervation) de la zéine, on peut partir d'un mélange zéine-eau-alcool formant une solution, lui ajouter progressivement l'un des deux constituants du solvant mixte et noter le point d'apparition d'un trouble. Simple et rapide, ce procédé présente l'inconvénient de fausser les résultats par suite de la lenteur d'établissement des équilibres en jeu. Aussi avons-nous utilisé une méthode plus sûre qui consiste à quadriller la région correspondant au seuil de précipitation par préparation d'un nombre convenable de mélanges qu'on laisse atteindre leur équilibre pendant le temps nécessaire (quelques jours).

Pour la branche de la courbe de solubilité correspondant aux fortes teneurs en eau, branche à peu près équidistante des sommets E et A correspondant respectivement à l'eau pure et à l'alcool pur, les mélanges ont été préparés par addition de quantités croissantes d'eau à des solutions de zéine de composition initiale connue. Pour l'autre branche, correspondant à des proportions élevées d'éthanol et proche du côté A Z du diagramme, c'est au moyen d'équilibres avec membrane que les mélanges ont été obtenus. Quant à la portion concernant les teneurs élevées en zéine, elle a été déterminée en essayant de dissoudre directement des quantités croissantes de zéine dans différents mélanges solvants. Dans l'exposé des résultats qui suit, nous reviendrons plus en détail sur ces processus.

III. — Résultats.

I. — Limite du domaine de solubilité de la zéine du coté des fortes teneurs en eau.

En pratique, les mélanges sont préparés de la façon suivante : dans des quantités égales d'un mélange solvant eau-alcool à 71 p. 100 d'éthanol (représenté par le point S de l'axe des abscisses sur la figure 2) sont dissoutes des quantités croissantes de poudre de zéine (figurée par le point P de l'axe des ordonnées correspondant à 93 p. 100 de zéine anhydre et 7 p. 100 d'eau), de façon à obtenir une gamme de solutions initiales M, M', M'', etc. dont les teneurs en zéine varient entre 30 et 5 p. 100 de 2,5 en 2,5 p. 100. Chacune des solutions initiales M, M', M'', etc. ainsi préparées est partagée en un nombre convenable de lots auxquels on ajoute des quantités croissantes d'eau. A chaque solution initiale correspond alors une série de mélanges tels que M_1, M_2... M_k dont on examine l'aspect lorsqu'ils ont bien atteint leur équilibre.

On ne peut ainsi déterminer la courbe de solubilité de la zéine que dans un intervalle correspondant à des proportions de protéine inférieures à 30 p. 100. Dans un tel processus, on est en effet limité dans la concentration en zéine des solutions initiales, car les solutions dont la teneur en zéine dépasse 30 p. 100 deviennent si épaisses et d'une viscosité telle qu'il est impossible d'obtenir un mélange tant soit peu homogène quand on leur ajoute un quelconque constituant. De plus l'addition d'eau entraîne une dilution de la zéine et diminue par conséquent la proportion de protéine dans les échantillons.

Pour avoir au départ des échantillons homogènes, ces derniers sont préparés dans de petits erlenmeyers à bouchon rodé contenant chacun un petit barreau magnétique : on peut ainsi agiter doucement les mélanges pendant l'addition d'eau.

Le temps nécessaire pour homogénéiser les mélanges étant relative-

ment grand, l'addition d'eau provoque en général, même lorsqu'on l'effectue lentement et progressivement, un trouble ou une précipitation partielle qui rétrogradent en quelques heures, dès que les erlenmeyers sont laissés au repos. Les échantillons ont alors l'aspect soit d'une solution limpide, soit d'un coacervat (deux phases liquides en équilibre, dont une très dense et très riche en zéine).

La figure 3 traduit les résultats de ces équilibres : les points sont figurés différemment suivant qu'ils correspondent à des solutions (points blancs) ou à des coacervats (points noirs). On peut ainsi tracer entre ces deux groupes de points une partie de la courbe de solubilité. Comme ces points consécutifs d'une même série (tels que M_1, M_2, M_3, etc.) correspondent à des proportions en alcool différant en moyenne l'une de la précédente de 0,5 p. 100 d'alcool, les points virtuels par lesquels passent la courbe de solubilité ainsi tracée correspondent à une incertitude maximum de 0,5 p. 100 d'alcool en valeur absolue. On voit que cette branche de courbe est linéaire avec une bonne approximation dans un intervalle de concentration allant de 5 à 25 p. 100 de zéine. Au-dessous de 5 p. 100, on a vérifié que ce seuil reste bien linéaire jusqu'aux environs de 1 p. 100. En revanche, à partir de 1 p. 100 de zéine, et au-dessous de cette valeur la courbe de solubilité s'incurve du côté du sommet correspondant à l'eau pure pour se raccorder tangentiellement à l'axe E A des abscisses.

Les prolongements de cette droite coupent les côtés du diagramme en deux points correspondant, pour l'axe des abscisses à 49,9 p. 100 d'éthanol, et pour le côté AZ, à environ 96 p. 100 de zéine (et 4 p. 100 d'éthanol par conséquent). On retrouve donc ici avec la zéine un phénomène qui semble assez général (12) : dans un large intervalle de concentration en protéine, la solubilité de la zéine varie linéairement avec la composition du mélange solvant.

2. — Limite du domaine de solubilité du côté des fortes teneurs en éthanol.

Pour déterminer cette partie de la courbe de solubilité de la zéine il n'était guère possible d'employer le même procédé : la proximité de cette courbe et du côté A Z du diagramme aurait exigé l'addition de quantités importantes d'alcool à des solutions initiales telles que M, M', M'' etc. excluant alors la possibilité d'obtenir des mélanges de teneur en zéine supérieure à 10 p. 100, par suite de la dilution avec l'alcool ; et comme les droites M A, M' A, M'' A etc. coupent cette courbe sous un angle très faible, une telle détermination aurait été très imprécise.

D'autre part une tentative de concentration de la zéine par évaporation de la solution était exclue étant donné l'impossibilité d'avoir des mélanges homogènes dès que la solution devient un peu concentrée.

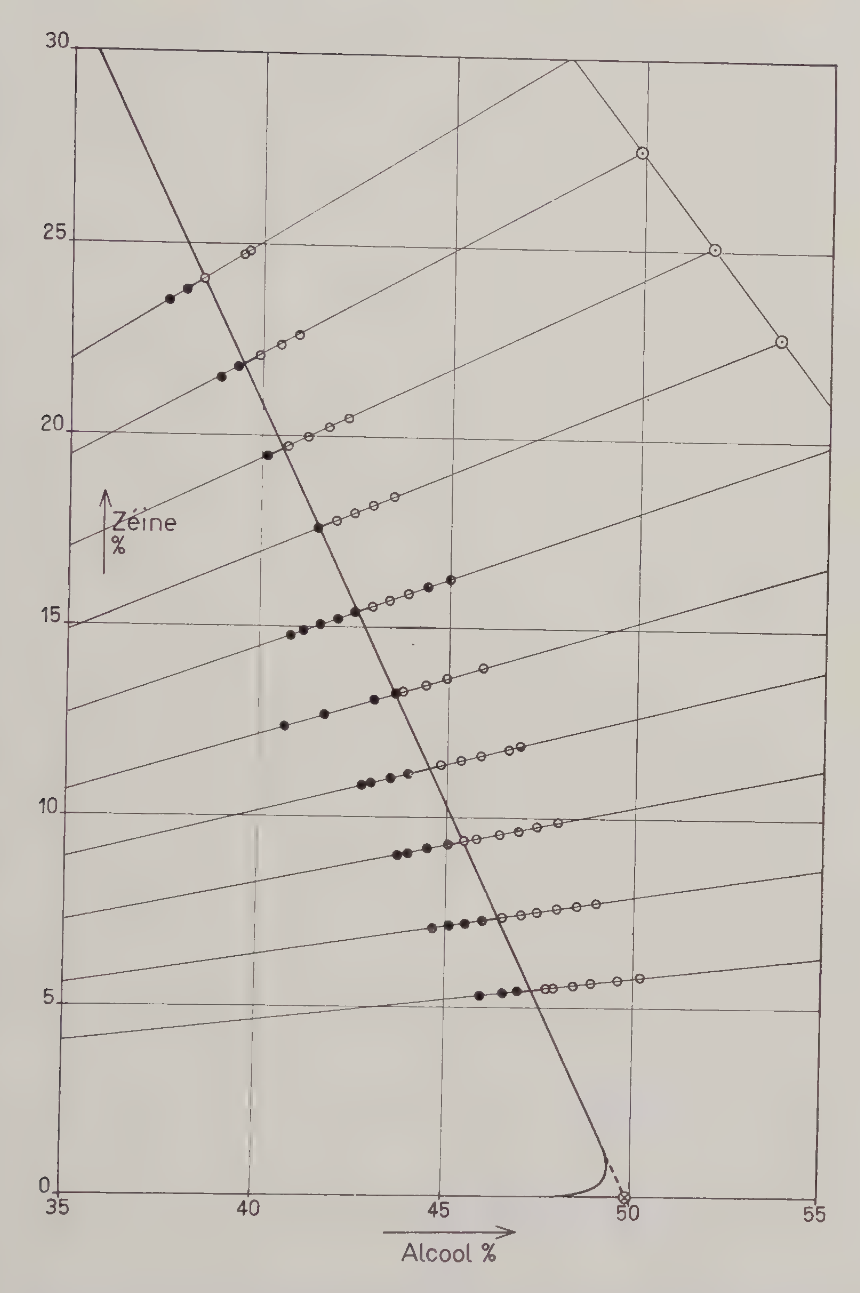


FIG 3. — Branche de la courbe de solubilité de la zéine du côté du sommet correspondant à l'eau pure (t = 22°). Les points blancs représentent des solutions, les points noirs des coacervats. Les points blancs avec un point noir central correspondent à des solutions initiales.)

Aussi a-t-on utilisé une propriété des équilibres avec membrane semiperméable déjà signalée par ailleurs (11) : si une solution de zéine de composition figurée par le point M (fig. 2) est renfermée dans un sac en viscose (membrane imperméable à la zéine) que l'on immerge dans un mélange alcool-eau (en quantité relativement grande par rapport au volume du sac) tel que celui représenté par le point S_1 de la figure 2, on constate qu'à l'équilibre, la composition du mélange contenu dans le sac a changé mais que sa teneur en zéine est restée sensiblement la même, cette composition étant alors représentée par un point N_1. Comme avec les mélanges zéine-eau-alcool, les lignes de conjugaison telles que S_1 N_1 s'avèrent avoir une direction voisine de celle du côté A Z lorsque S_1 est voisin de A (mélange alcool-eau riche en alcool), l'utilisation d'une membrane semiperméable permet d'obtenir des mélanges zéine-eau-éthanol dans le domaine souhaité. L'emploi d'une membrane présente en outre l'avantage, en ralentissant la diffusion de l'eau et de l'alcool, d'imposer à la solution initiale une évolution lente et progressive vers son nouvel état d'équilibre, en sorte que les mélanges, ou éventuellement les phases formées par les mélanges, restent homogènes malgré la présence d'une forte proportion de zéine.

La détermination a été faite en deux temps. On a d'abord effectué une série d'essais préalables. Dans six mélanges eau-alcool dont les concentrations pondérales en éthanol variaient de 83 à 93 p. 100 de 2 en 2 p. 100 approximativement, on a immergé des sacs contenant des solutions de zéine, à raison de 3 sacs par mélange hydroalcoolique contenant respectivement des proportions de l'ordre de 8, 17 et 27 p. 100 de zéine. A l'équilibre, tous les sacs correspondant à des mélanges extérieurs de concentration alcoolique inférieure ou égale à 87 p. 100 renfermaient des solutions limpides, tandis que tous ceux correspondant à 91 p. 100 d'alcool extérieur ou plus contenaient des coacervats ou des solutions troubles. On a pu en déduire que le seuil de la coacervation de la zéine correspondait à des solutions de zéine en équilibre avec des mélanges eau-éthanol contenant entre 87 et 91 p. 100 d'alcool.

Dans un deuxième temps, des équilibres du même genre ont été étudiés avec des mélanges extérieurs eau-éthanol de composition en alcool s'étageant entre 87 et 91 p. 100. Au bout d'un temps de contact de l'ordre de 10 à 15 jours, l'aspect du contenu des sacs a été noté, leur composition dosée, ainsi que celle des mélanges extérieurs. L'ensemble des résultats est représenté sur la figure 4.

Lorsque la teneur en zéine des mélanges intérieurs aux sacs est inférieure à 25 p. 100, on se trouve en général en présence soit d'une solution limpide (points blancs de la figure 4) soit d'un coacervat c'est-à-dire de deux phases liquides en équilibre (points noirs). Pour des proportions de zéine supérieures à 25 p. 100 dans les sacs, on obtient soit une solution (points

blancs) soit un gel trouble, rigide et laiteux (points hachurés de la figure 4). On peut tracer une droite laissant à sa gauche tous les points blancs et à sa droite tous les points noirs ou hachurés, droite limitant le domaine de solubilité et dont les prolongements coupent les axes de coordonnées EA, EZ respectivement pour 89 p. 100 d'alcool et 95 p. 100 de zéine,

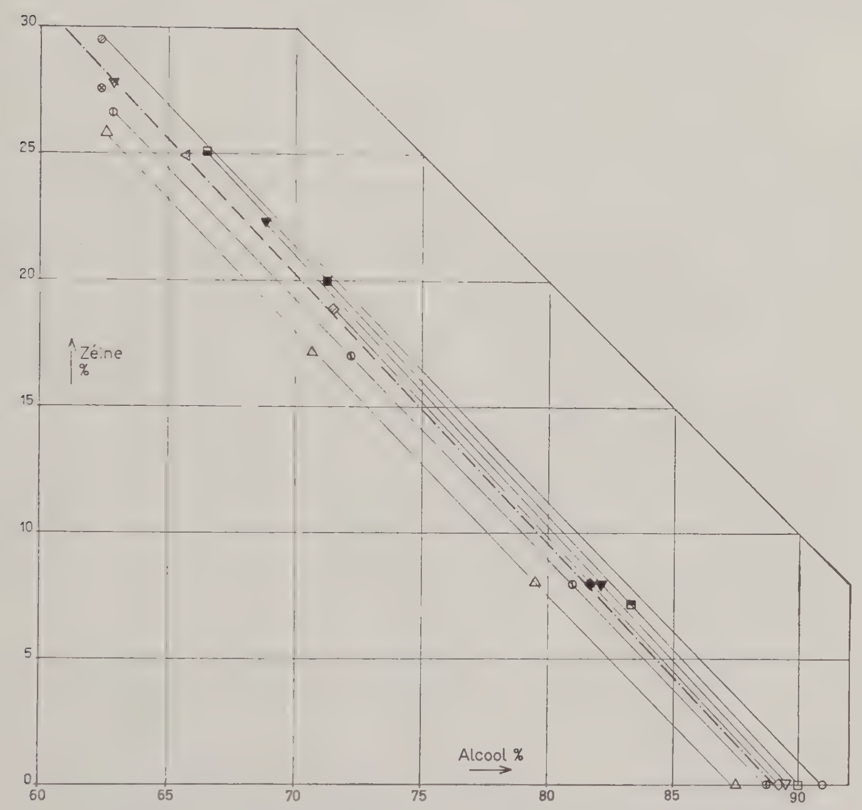


FIG. 4. — Branche de la courbe de solubilité de la zéine en trait-point du côté du sommet correspondant à l'alcool pur (t = 22°). Les mélanges en équilibre à travers une membrane avec uu même mélange alcool-eau sont figurés par des signes identiques (il s'agit alors de mélanges conjugués). Les points blancs correspondent à des mélanges solubles ; les points hachurés à des mélanges troubles mais sans séparation de phase visible ; les points noirs, à des mélanges coacervés. Pour l'un des coacervats, on a représenté les compositions des phases (points noirs et blancs par moitié).

3. — Limite du domaine de solubilité du côté des fortes proportions de zéine.

Des mélanges zéine-eau-alcool très concentrés en protéine ont été préparés dans des fioles étanches par mise en contact de poudre de zéine avec différentes proportions de différents mélanges alcool-eau ; en prenant soin d'introduire dans la fiole d'abord le mélange hydroalcoolique, et ensuite la zéine en poudre, celle-ci gonfle peu à peu jusqu'à

donner une solution brun foncé parfaitement homogène et comparable à un verre, ou bien elle forme une solution en équilibre avec une phase liquide claire ne contenant pratiquement que de l'eau et de l'alcool, ou encore elle ne se dissout que partiellement.

Les résultats ainsi obtenus sont rassemblés sur la figure 5 : les

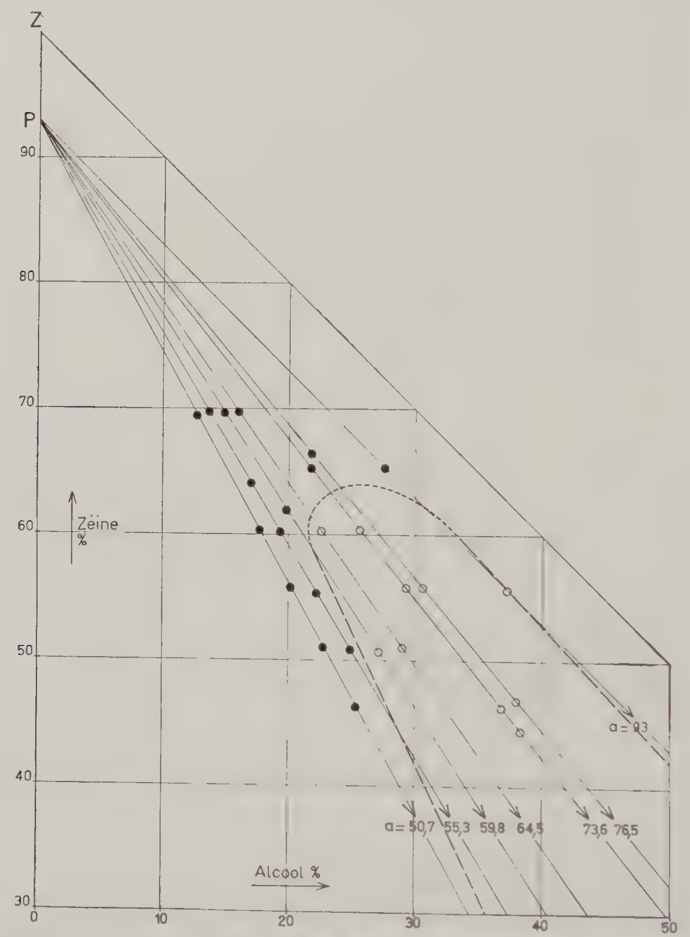


FIG. 5. — Allure de la courbe de solubilité (en pointillé) dans les fortes concentrations en zéine (t = 22°). En trait plein iterrompu sont figurés les prolongements des deux branches de courbes déterminéess sur les figures 3 et 4. Les points blancs représentent des solutions, les points noirs des coacervats ou des mélanges dans lesquels la zéine s'est dissoute incomplètement.

points blancs correspondent aux cas où la dissolution est complète et les points noirs aux autres cas : dissolution partielle ou coacervation.

On a représenté sur cette figure la prolongation des deux droites trouvées du côté de l'eau et de l'alcool pour les mélanges de plus faible teneur en zéine (moins de 30 p. 100). On constate qu'ils passent exactement entre les deux catégories de points, ceci jusqu'à des teneurs en

zéine de 60 p. 100. Au-dessus de cette proportion, la limite du domaine de solubilité s'incurve et présente une allure du type de celle que nous avons tracée en pointillé. Il semble donc que, quelle que soit la proportion d'alcool, la zéine n'est jamais soluble en toute proportion.

Sur la figure 5, les points noirs situés de part et d'autre du domaine de solubilité correspondent à des coacervats, tandis que ceux situés au-dessus de ce domaine correspondent à une dissolution incomplète de la zéine.

Conclusions.

On peut ainsi représenter complètement le domaine de solubilité sur un diagramme triangulaire zéine-eau-éthanol (fig. 6). Il revêt la forme d'un U renversé dont les deux branches latérales sont linéaires dans un très large intervalle de concentrations : entre 1 et 60 p. 100 de zéine. De part et d'autre de ce domaine de solubilité existent deux zones de coacervation au-delà desquelles apparaît la précipitation.

Quelques lignes de conjugaison joignant les points représentant les phases conjuguées de ces coacervats ont été tracées sur la figure 6 ; on peut noter qu'elles sont sensiblement parallèles aux deux branches linéaires limitant le domaine de solubilité. Ainsi se trouve une fois de plus confirmée une remarque déjà faite à propos d'autres systèmes (10, 11) : les courbes de solubilité séparant les domaines à une phase de ceux à deux phases sont des droites appartenant à la famille des lignes de conjugaison.

Comme les prolongements de ces deux branches linéaires passent au voisinage du sommet Z correspondant à la zéine pure, il en résulte que la solubilité de cette dernière varie très peu avec sa concentration et peut, en première approximation être considérée comme constante, tout au moins dans l'intervalle compris entre 1 et 60 p. 100 de zéine. Ce résultat confirme et généralise à un large domaine la remarque faite par Dill (4). Il dénote de la part de la zéine un comportement nettement différent de celui de protéines comme la gliadine ou les albumines ou globulines du sérum. Ces dernières, étant présentes en solution sous la forme d'hydrate (11, 13), ont une solubilité qui varie de façon très sensible avec leur concentration. Pour la zéine, au contraire, tout se passe comme si — en première approximation — elle ne formait de combinaison avec aucun des deux constituants du solvant binaire eau-alcool utilisé.

D'autre part on constate également un phénomène déjà observé avec d'autres protéines pour d'autres systèmes : la solubilité cesse de varier linéairement au-dessous de 1 p. 100 de protéine, ce qui dénote que le régime des interactions n'est pas le même de part et d'autre de cette valeur de la concentration protéique. Cette dernière interprétation semble d'autant plus vraisemblable que ce changement de comportement

est indépendant du caractère ionique ou polaire des solvants et des précipitants utilisés : il reste le même quand on passe d'un agent précipitant de nature électrolytique à une substance organique comme l'éthanol.

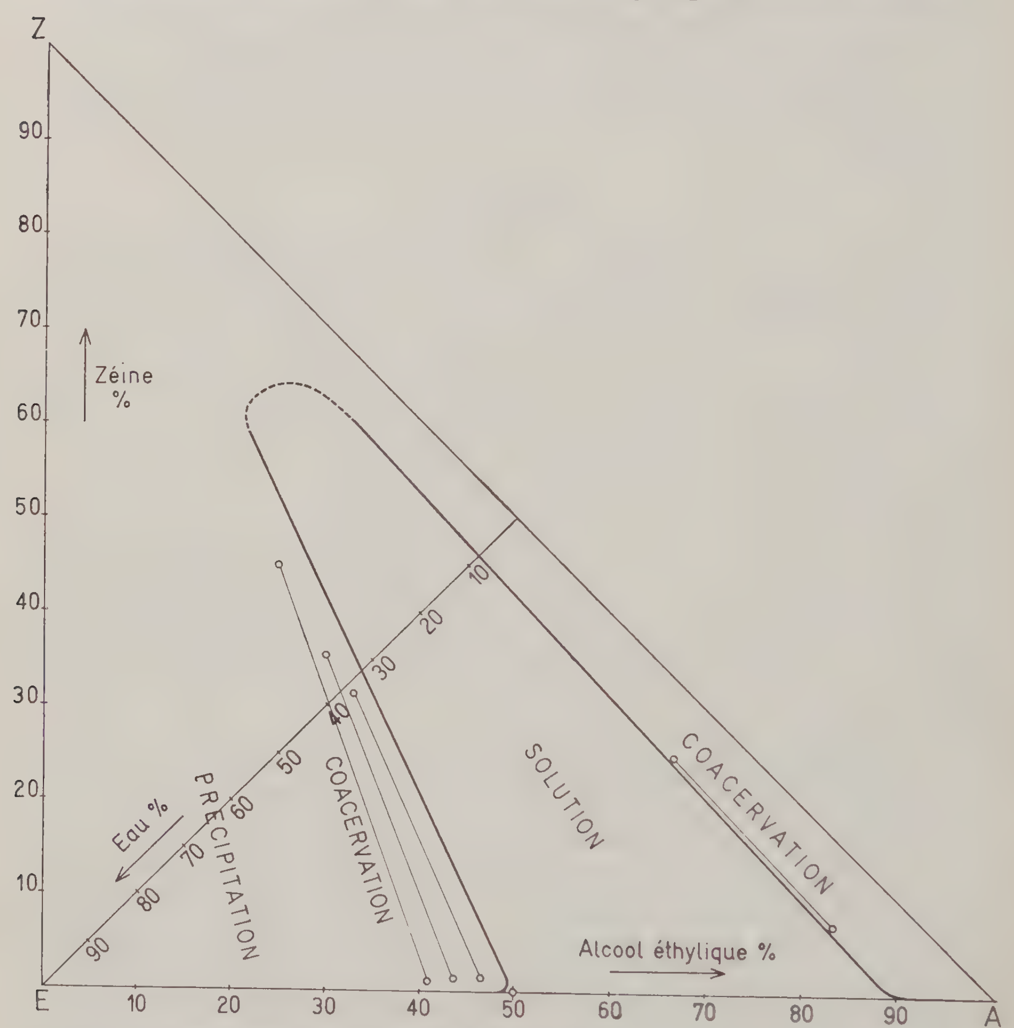


Fig. 6. — Courbe complète de solubilité de la zéine à 22°C dans les mélanges binaires eau-alcool. La partie supérieure de la courbe, dont la détermination est sujette à quelques réserves, a été tracée en pointillé. De part et d'autre du domaine de solubilité ont été figurés des points indiquant les compositions de couples de phases conjuguées de coacervats.

Les expériences relatées ici montrent enfin que la zéine paraît ne pas être soluble en toute proportion dans les mélanges alcool-eau, quels qu'ils soient. Ce dernier point demanderait à être confirmé par des expériences complémentaires de celles auxquelles nous avons procédé : au lieu de tenter une dissolution de la protéine à haute dose dans certains mélanges solvants, le processus consisterait à concentrer progressivement

une solution de zéine. La difficulté serait alors de demeurer en phase homogène malgré la viscosité considérable du système, et surtout de pouvoir rester maître de la composition du mélange solvant-non solvant dont on ne peut prévoir *a priori* comment elle évoluera lors d'une concentration par évaporation. Si, effectivement, comme l'indiquent les expériences déjà tentées, la zéine n'est pas soluble en toute proportion, elle montre un comportement différent des albumines ou des globulines et surtout de la gliadine qui, par évaporation lente, finissent par donner un verre transparent ou homogène.

RÉSUMÉ

Un grand nombre de mélanges zéine-eau-éthanol de différentes compositions ont été préparés dont on a étudié l'équilibre à température constante. La courbe de solubilité de la zéine dans les mélanges binaires alcool-eau a été ainsi déterminée en fonction de la composition pondérale en zéine, eau et éthanol. On trouve que dans un intervalle de concentration protéique compris entre 1 et 60 p. 100, le domaine de solubilité de la zéine est limité par deux droites et que la solubilité de cette protéine est sensiblement indépendante de sa concentration.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) Evans (C. D.) et Manley (R. H.). — Solvents for zein. *Ind. Eng. Chem.*, **33**, 1416, 1941.
(2) Donard (E.) et Labbé (H.). — Sur une matière albuminoïde extraite du grain de maïs. *C. R. Acad. Sc.*, **135**, 744, 1902.
(3) Donard (E.) et Labbé (H.). — Les matières albuminoïdes du grain de maïs. *C. R. Acad. Sc.*, **137**, 264, 1903.
(4) Dill (D. B.). — The behavior of prolamines in mixed solvents. *J. Biol. Chem.*, **72**, 239, 1927.
(5) Manley (R. H.) et Evans (C. D.). — Binary solvents for zein. *Ind. Eng. Chem.*, **35**, 661, 1943.
(6) Galeotti (G.) et Giampalmo (G.). — Uber die Löslichkeitsverhältnisse des Zeins in verschiedenen Lösungsmitteln. *Z. Chem. Ind. Koll.*, **3**, 118, 1908.
(7) Manley (R. H.) et Evans (C. D.). — The critical peptization temperatures of zein in concentrated ethyl alcohol. *J. biol. Chem.*, **143**, 701, 1942.
(8) Offelt (C. W.) et Evans (C. D.). — Aqueous zein dispersions. *Ind. Eng. Chem.*, **41**, 830, 1949.
(9) Cohn (E. J.), Edsall (J. T.), Muriel (H.) et Blanchard (M. H.). — Studies in the physical chemistry of the proteins. IX. The amphoteric properties of zein. *J. Biol. chem.*, **105**, 319, 1934.
(10) Oncley (J. L.), Jensen (C. C.), et Gross (P. M.). — Dielectric constant studies of zein solutions. *J. Phys. Coll. Chem.*, **53**, 162, 1949.
(11) Mossé (J.). — Etude sur les systèmes protéine-sel-eau : hydratation des protéines, solubilité, relargage, fractionnement. *Ann. I. N. R. A., Physiol. Vég.*, **8**, nº 2 *bis*, 41, 1957.
(12) Mossé (J.). — Systèmes macromolécules-solvant-non solvant. I. Etude sur la démixtion et comparaison avec les systèmes ternaires. Extension aux mélanges de la notion de solubilité. *J. Chim. Phys.*, **56**, 461, 1959.
(13) Mossé (J.). — Etude de l'hydratation de la gliadine en solution. *Ann. I. N. R. A., Physio. Vég.*, **1**, 295, 1959.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'INFLUENCE DE LA GIBBERELLINE SUR LA DORMANCE DE CERTAINES GRAINES

PAR

H. A. RENARD

Station centrale de Physiologie végétale, Versailles.

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction.
I. — Techniques utilisées.
II. — Résultats sur semences de Malus communis.
III. — Résultats sur Triticum vulgare.
IV. — Résultats sur Folles Avoines.
V. — Résultats sur Hordeum spontaneum.
VI. — Maintien de l'action de la Gibberelline.
Conclusion.
Bibliographie.

Les recherches que nous avons entreprises à ce sujet depuis 1957, portent sur des cas caractérisés de dormance éliminable par le froid humide (stratification). Le problème que nous cherchons à résoudre est à la fois théorique et pratique : la gibberelline permet-elle de faire germer dans un délai normal et dans les conditions du laboratoire, des graines présentant à des degrés divers une telle dormance (céréales fraîchement récoltées ou semences de divers arbres par exemple) ? Dans quelle mesure cette possibilité pourrait-elle alors s'étendre aux conditions de la culture et aider à approfondir la connaissance que nous avons déjà des mécanismes mis en jeu dans ces phénomènes? Nous présentons ci-dessous quelques résultats concernant le début de ce programme.

I. — Techniques utilisées.

En général, et sauf indications contraires, les graines sont mises à tremper en flacons ouverts pendant 20 à 24 heures, soit dans de l'eau « adoucie », soit dans la même eau additionnée de gibberelline Prolabo (100 mg/l de matière active). Elles sont ensuite disposées dans des boîtes de Pétri, sur 2 à 5 feuilles de papier filtre épais, imbibé d'eau jusqu'aux environs de la saturation : ces substrats sont réhumidifiés suivant les besoins, en évitant toute présence d'une pellicule d'eau autour des graines ; chaque boîte contient un nombre égal de témoins et de traitées, placées dans la même position (par exemple pour les graminées, le sillon en dessous). Toutes ces opérations sont faites dans les conditions ordinaires de température et de lumière du laboratoire.

On étudie d'une part la *faculté germinative* (*F. G.*). Pour cela, on détermine, à partir de la valeur expérimentale observée et à l'aide d'une table (1), les limites dans l'intervalle desquelles la faculté germinative réelle a q p. 100 de chances de se trouver ; lorsque 2 intervalles n'ont aucun point commun, les F. G. correspondantes ont ainsi une probabilité P = q p. 100 d'être distinctes : cette différence est dite « significative » si q atteint 95 p. 100 et « hautement significative » si q atteint 99 p. 100.

On établit d'autre part *le temps moyen de germination* (*T. M. G.*) $= \frac{\Sigma n_i j_i}{\Sigma n_i}$, où n_i représente le nombre de graines qui ont germé dans la même journée j_i, j_i étant pris égal à zéro le jour où commence le trempage. Quand on a fait des répétitions, la disposition des essais permet de comparer ces T. M. G. par la méthode statistique des appariements (2) : on arrive ici encore à calculer la probabilité qu'ont deux T. M. G. d'être réellement différents.

II. — Résultats sur semences de Malus communis.

Dans l'expérience décrite ici, 8 séries de graines non stratifiées, comportant chacune 25 traitées et 25 témoins, ont été soumises à autant de conditions différentes, résumées dans le tableau I. La mise en germination a été effectuée en boîtes de Pétri, sur lit de vermiculite recouverte d'une épaisseur de papier Joseph et maintenue saturée de liquide.

Les séries du paragraphe *a*) n'ont donné aucun résultat et ont fini par moisir au bout de 3 semaines sauf pour (6) et (F) où l'on a noté une germination le 11e jour.

Les séries prétrempées comme il est indiqué en *b*), ont montré une tendance, mais sans donner de résultats significatifs : 2 germinations en 16 jours et 4 en 1 mois dans (H) contre 0 dans (9).

TABLEAU I

Prétraitements	Conditions de germination		
	Liquide saturant la vermiculite		Lumière
	Gibberelline	Eau permutée	
a) Pépins sans trempage préalable ni décortication.			
— Téguments intacts	(A)	(1)	+
— Téguments scarifiés	(E)	(5)	+
— Extrémité du pépin opposée à l'embryon coupée	(F)	(6)	+
— Téguments piqués avec une aiguille.	(G)	(7)	+
b) Pépins prétrempés 46 heures, après ablation du bout opposé à l'embryon :			
— Prétrempage dans l'eau permutée.	—	(9)	+
— Prétrempage dans la gibberelline.	—	(H)	+
c) Pépins préalablement posés une journée sur substrat imbibé d'eau, puis décortiqués :			
— Les 2 cotylédons en contact avec le papier Joseph	(B)	(2)	+
— Les 2 cotylédons en contact avec le papier Joseph	(D)	(4)	Obscurité
— 1 seul cotylédon en contact avec le papier Joseph	(C)	(3)	+

TABLEAU II

Lots	F. G. observée à 17 jours (27 Janvier)	F. G. observée à 1 mois	F. G. : limites de l'intervalle réel, avec une probabilité de : $q = 99$ %
(B)	17/25 (dont 2 anormaux)	17/25	37 % — 91 %
(2)	1/25 (anormal au début)	1/25	0 % — 30 %
(C)	20/25 (dont 2 ± anormaux)	20/25	49 % — 96 %
(3)	2/25 (anormaux)	2/25	0,5 % — 36 %
(D)	18/25 (dont 2 anormaux)	18/25	41 % — 93 %
(4)	3/25 (anormaux au début)	3/25	2 % — 41 %

Les séries prétraitées suivant *c*) (tableau II et fig. 1) ont par contre fourni des écarts de F. G. hautement significatifs : même si l'on ne tient compte que des germes normaux, le seuil de signification reste inférieur à 5 p. 100.

Cette conclusion concorde, pour l'essentiel, avec celles d'expériences apparentées, faites d'ailleurs vers la même époque, de Barton (3)

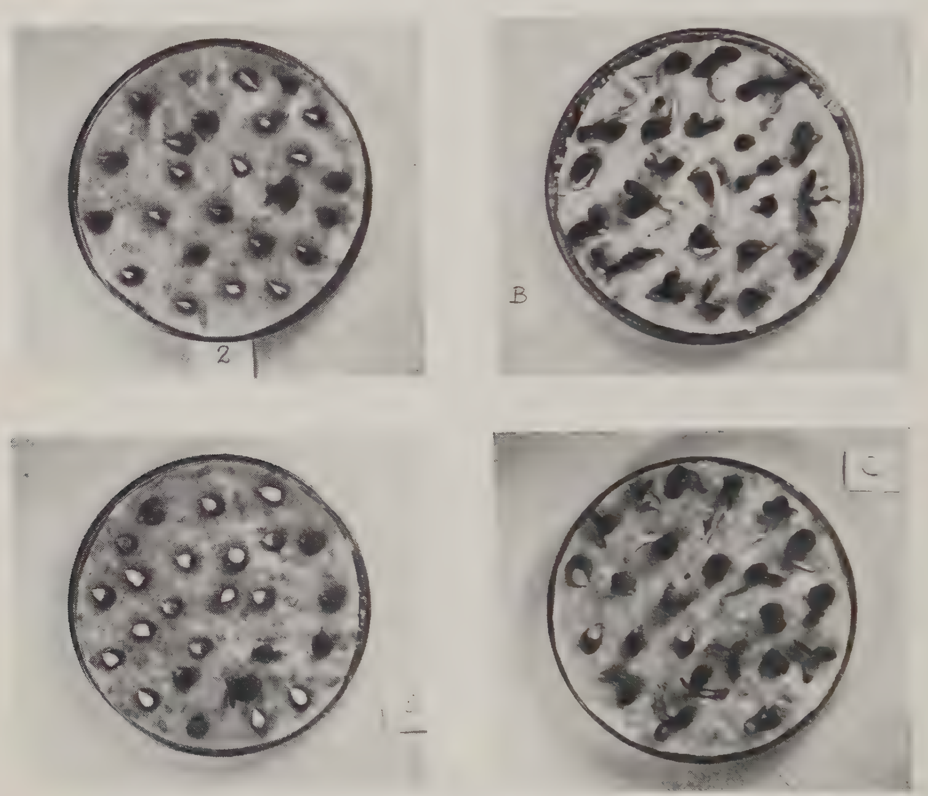


Fig. I. — Aspect de germinations de *Malus Communis*, au 12e jour.
A gauche, témoins mis à germer en présence d'eau ; à droite, traités mis en présence de gibberelline à 100 mg/l.
En haut, les 2 cotylédons sont au contact du substrat ; en bas les pépins ont été posés à plat.
Les zones noires sont celles qui se sont chargées de chlorophylle.

et de Remy (4), notamment. Elle appelle en outre une remarque : l'observation des cotylédons pendant la germination montrait que leur verdissement (ou leur jaunissement à l'obscurité) était plus général et plus régulier chez les lots traités ; par contre, pour chaque cotylédon, le temps séparant le verdissement commençant et le verdissement définitif était plus court chez les témoins. De même, lorsqu'un seul cotylédon était en contact avec le substrat, le grandissement de l'autre était plus général et homogène dans les boîtes contenant de la gibberelline.

III. — Résultats sur Triticum vulgare.

Première série.

La technique générale (1) a été appliquée ici à des grains d'Étoile de Choisy cultivés en pots pendant la campagne 1958-1959 et récoltés depuis 4 jours ; chacune des 2 boîtes de Pétri contenait 50 caryopses traités et 50 témoins. Les 2 répétitions de chaque lot ont germé de façons

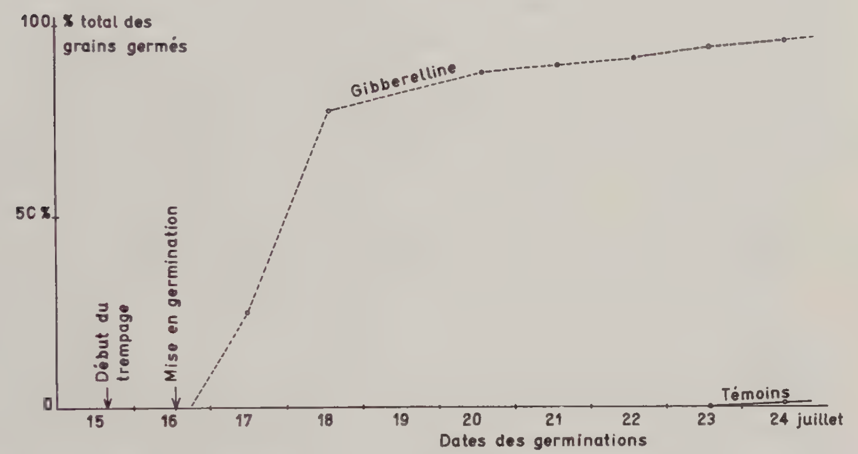


Fig. II. — Action de la gibberelline sur la germination de grains de Blé, variété Étoile de Choisy.

pratiquement identiques : les courbes construites en cumulant les fréquences observées dans chacune d'elles se passent de commentaires (fig. 2).

Deuxième série.

Une expérience analogue avait été faite en octobre 1958 sur des lots de 2 × 15 grains de blé Vilmorin 27 à la fin de sa dormance. A ce stade, il restait surtout une certaine « sensibilité à l'eau » : plus celle-ci était apportée abondamment, plus la F. G. était faible, et le T. M. G. élevé, comme le montre la comparaison d'un témoin trempé presque une journée dans l'eau avant la mise en boîtes de Pétri et d'un autre non prétrempé (fig. 3). La différence entre les T. M .G., respectivement égaux à 95 heures et à 36 heures, est particulièrement nette, mais l'hétérogénéité des conditions réalisées ne permet pas d'en faire une évaluation statistique.

L'action de la gibberelline apparaît par comparaison entre les témoins prétrempés dans l'eau et des grains également prétrempés mais dans une solution à 100 mg/l (tableau III, fig. 3).

(1) La concentration de gibberelline n'avait toutefois pas été exactement déterminée.

TABLEAU III

Lots	F. G. observée le 13e jour	F. G. : % limites pour $q = 95$ %	T. M. G.
Témoins prétrempés	87 % { 12/15 14/15	69 % — 96 %	91 heures 100 heures
Traités prétrempés	100 % { 15/15 15/15	88 % — 100 %	48 heures 50 heures

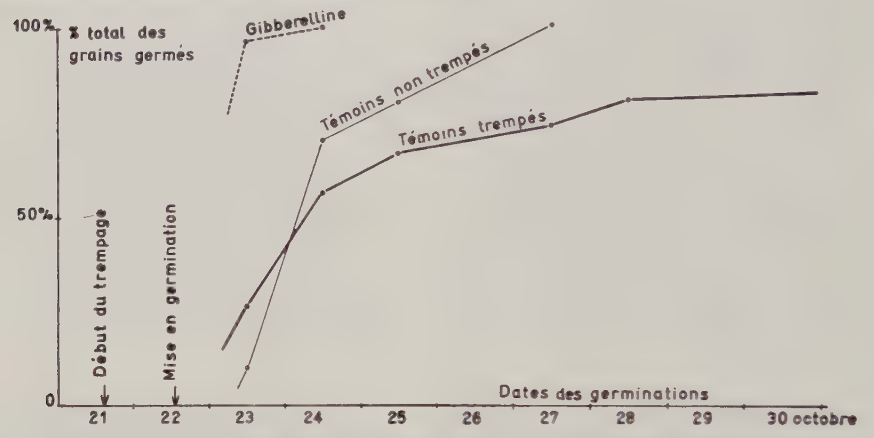


FIG. III. — Action de la gibberelline sur la germination de grains de Blé, variété Vilmorin 27.

On voit que la gibberelline a porté la F. G. à son maximum mais le nombre restreint de grains dont on disposait n'a pas permis d'obtenir un écart significatif ; quant aux T. M. G., le calcul donne une probabilité très supérieure à 99 p. 100 pour qu'ils soient différents.

IV. — Résultats sur Folles Avoines de Bretagne
(Région de Guéméné).

1. — Folle Avoine Blanche.

Malgré le nombre de grains extrêmement faible dont on disposait, ce qui a empêché de faire des répétitions, la différence de F. G. a été constamment significative dès le 8e jour, et même hautement significative à certains moments.

TABLEAU IV

	F. G. observée le 20e jour	F. G. : % limites pour :		T. M. G.
		$q = 95$ %	$q = 99$ %	
Témoins	1/15	0 — 32	0 — 40	17 jours
Traités...........	11/15	45 — 92	37 — 95	9 jours

2. — Folle Avoine Noire.

Les 70 grains de chaque lot ont été répartis en 2 répétitions inégales de 50 et 20 respectivement (tableau V, essai A). L'écart des F. G. est très hautement significatif. Il est vrai que les courbes semblent montrer ici une action progressive de la gibberelline se traduisant par un T. M. G. des traités supérieur à celui des témoins : le calcul montre que cette différence a 17 p. 100 de chances de n'être due qu'au hasard.

Au 43e jour, les témoins non germés demeurés sains ont été retirés et séchés : 2 lots de 19 grains ont alors été constitués, puis remis à germer en présence d'eau ou d'une dose de produit non mesurée mais assez forte (tableau V, essai B). Bien qu'une dormance induite ait eu certaines chances de s'ajouter à la 1re, les écarts de F. G. sont apparus encore plus hautement significatifs.

TABLEAU V

	F. G. observée le 23e jour	F. G. : % limites $q = 99$ %	T. M. G.
Témoins A	9/70	> 3,5 à < 30	8 jours 1/2 5 jours
Traités A............	47/70	> 48 à < 82,5	12 jours 1/4 11 jours
Témoins B...........	0/19	0 à < 32	—
Traités B............	17/19	60 à 99	—

V. — Résultats sur Hordeum spontaneum. (fig. 4).

— Sur un premier échantillon, de la variété *ischnatherum* (Prof. SCHIEMANN) dont la dormance était déjà très affaiblie au mois de no-

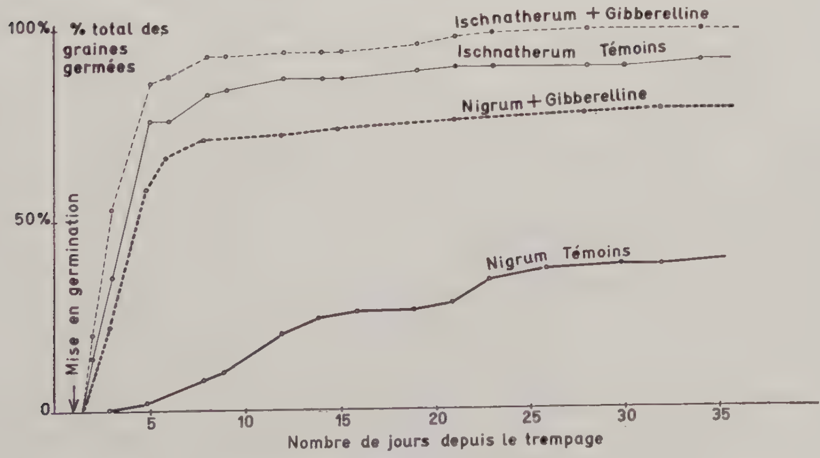


FIG. IV. — Action de la gibberelline sur la germination de grains d'Orge (*Hordeum spontaneum*).

vembre, le T. M. G. calculé au 34e jour a été significativement plus court (P > 96 p. 100) chez le lot traité à la gibberelline.

— Sur un deuxième échantillon, de la variété *nigrum*, encore très dormant à cette époque, les différences favorables ont été significative entre les T. M. G. (P = 95 p. 100) et très hautement significative entre les F. G., au 36e jour (tableau VI).

TABLEAU VI

	F. G. au 36e jour	F. G. : % limites pour : q = 99 %	T. M. G.
Témoins			
1	40/99	28,5 — 53,5	356 heures
2			369 heures
Traités			
1	79/99	67 — 88	154 heures
2			131 heures

VI. — Maintien de l'action de la Gibberelline.

D'autres grains d'*Hordeum spontaneum nigrum* ont été soumis aux mêmes essais mais avec séchage sur papier filtre à l'air libre entre le trempage et la mise en germination : celle-ci a été faite en 4 séries échelonnées — comportant chacune 2 lots de 50 grains — après 10, 19, 27 et 55 jours de conservation en flacons ouverts.

La F. G., vers le 12e jour, des grains traités est restée dans tous les cas significativement supérieure à celle des témoins (tableau VII). Pour la dernière série, étudiée en fin janvier, on retrouve des courbes analogues à celles obtenues avec la variété *ischnatherum* au mois de novembre.

TABLEAU VII

Temps de conservation	10 jours	19 jours	27 jours	55 jours
F. G. : % limites .	au 12e jour q = 99 %	au 12e jour q = 99 %	au 9e jour q = 99 %	au 12e jour q = 95 %
Lot témoin	2 — 26	0 — 14	0 — 10	47 — 75
Lot traité	49 — 83	23 — 59	35 — 72	76 — 95

VII. — Conclusion.

De l'ensemble des exemples présentés, il ressort que la gibberelline a toujours amélioré considérablement la F. G. des lots chez lesquels elle ne pouvait se manifester pleinement ; lorsque, au moins après un temps suffisant de germination, les témoins parvenaient aux environs de leur F. G. normale, elle agissait encore en réduisant le T. M. G. : souvent d'ailleurs, on a noté ces deux effets simultanément.

Or, dans beaucoup de ces cas, il s'agissait plus ou moins sûrement non d'une inhibition tégumentaire mais d'une dormance psychrolabile vraie, s'accompagnant d'une croissance ultérieure paresseuse. Il faut aussi noter que cette substance agit probablement sur certains manques d'hydrophilité et que son action se maintient, dans les graines séchées, pendant un temps appréciable.

L'importante activité qu'a la gibberelline sur ces phénomènes, au cours d'essais de Laboratoire, correspond peut-être à un rôle physiologique dans les conditions naturelles : nous nous proposons d'envisager ce problème prochainement.

RÉSUMÉ

Des graines appartenant à plusieurs espèces, et sujettes à une dormance éliminable par l'action du froid humide, ont été traitées par une solution de gibberelline de l'ordre de 100 mg/l. Dans tous les cas envisagés (*Malus communis, Triticum vulgare, Avena* (fatua?), *Hordeum spontaneum*), le processus de la germination a été déclenché lorsqu'il ne se produisait pas, ou accéléré lorsqu'il était seulement ralenti ; les résultats, dépouillés par des méthodes statistiques, ont montré que les effets obtenus étaient significatifs à des seuils allant de 5 p. 100 à moins de 1 p. 100.

A l'occasion de ces essais, on a noté le maintien de l'action du produit chez des graines conservées à l'état sec après le traitement et une augmentation probable de l'hydrophilité des pépins de pomme sous son influence.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) SNEDECOR (G. W.). — Statistical Methods. *The Iowa State College Press*, p. 4, 1946.

(2) VESSEREAU (A.). — Méthodes statistiques en Biologie et Agronomie, p. 162, 1948.

(3) BARTON (L.). — Growth response of physiologic dwarfs of *Malus arnoldiana* to gibberellic acid. *Contr. Boyce Thompson Inst.*, **18**, p. 311-317, 1956.

(4) REMY (P.). — Action de l'acide gibberellique sur la germination d'amandes d'abricotiers. *Bul. Soc. Franc. Physio. Vég.*, **3**, p. 126, nº 4, 1957.

(5) POLLOCK (J. R. A.). — Growth substances in relation to dormancy in Barley. *Chem. And. Ind.*, nº 13, p. 387-388, 1958.

(6) CHOUARD (P.). — Les Gibberellines. Nouveaux facteurs de croissance des plantes à fleurs. *Revue horticole*, nº 2, 222, p. 1793-1803, 1958.

MESURE ET SIGNIFICATION DE L'ÉCLAIREMENT EN PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

PAR

R. DURAND

Station centrale de Bioclimatologie, Versailles.

I. — Introduction.

Dans les expériences de physiologie on a souvent besoin de mesurer l'éclairement auquel les plantes sont soumises. Cette mesure est en apparence très simple, car on obtient toujours une valeur lorsque l'on place un luxmètre sous une source de rayonnement. L'interprétation de cette mesure est en réalité très complexe. On se propose de montrer dans cette note la signification de cette mesure et son faible degré de précision. Après un rappel des définitions relatives aux rayonnements énergétique et lumineux, on verra comment on peut mesurer ces derniers. On comparera ensuite l'action sur l'œil et sur les plantes de diverses sources lumineuses.

II. — Rappel des unités relatives aux rayonnements énergétique et lumineux.

La sensation lumineuse résulte de l'action sur la rétine d'un rayonnement électromagnétique. On peut donc analyser ce rayonnement d'une manière physique en étudiant la puissance énergétique du flux ou d'une manière physiologique en étudiant son action sur l'œil humain. L'intensité d'un rayonnement peut par ailleurs être caractérisée par plusieurs grandeurs suivant que l'on considère la puissance transportée par un rayon, l'éclairement qu'il donne sur une surface, l'intensité d'une source de rayonnement. Le tableau suivant résume les principales unités utilisées pour caractériser ces grandeurs.

Grandeur	Symbole	Unités énergétiques	Unités lumineuses
Flux	Φ	Watt (W) Calorie par minute (cal mn^{-1})	Lumen (Lm)
Eclairement	$E = \frac{d\Phi}{dS}$	W cm^{-2} cal cm^{-2} mn^{-1}	Lux = 1 Lm m^{-2}
Intensité	$I = \frac{d\Phi}{d\Omega}$	W sr^{-1} cal mn^{-1} sr^{-1}	Bougie ou Candela (cd)
Radiance ou Emittance	$R = \frac{d\Phi}{dS}$	W cm^{-2} cal cm^{-2} mn^{-1}	Lm m^{-2} (1)
Brillance ou Luminance	$B = \frac{I}{S}$	W sr^{-1} cm^{-2}	Nit = 1 cdlm^{-2}
Quantité d'éclairement	$Q = E.t$	joule cm^{-2} ; cal cm^{-2}	Lux x seconde, minute, heure ou jour

(1) Bien que éclairement et emittance aient la même équation de dimensions, le Lm caractèrise la lumière reçue, mais n'est pas employé comme unité de lumière émise.

III. — Correspondance entre les unités énergétiques et lumineuses.

On peut se demander s'il y a un rapport entre les unités énergétiques et les unités lumineuses ; par exemple à combien de lux correspond un éclairement d'une calorie par centimètre carré et par minute. On ne peut

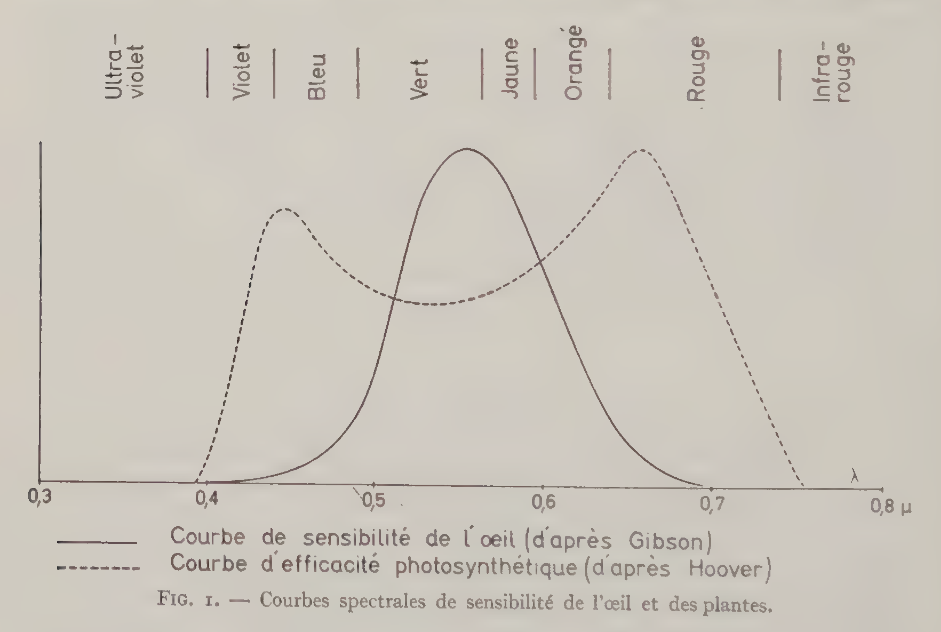


FIG. 1. — Courbes spectrales de sensibilité de l'œil et des plantes.

résoudre ce problème que si l'on connaît la courbe spectrale de sensibilité de l'œil et la courbe spectrale de répartition de l'énergie du rayonnement reçu. On sait en effet que les rayonnements électromagnétiques sont caractérisés, en dehors de leur puissance, par la longueur d'onde des radiations

et que cette dernière peut varier de 5.10^{-7} (rayonnement γ) à $3.10^{10}\mu$ (ondes radioélectriques), alors que l'œil humain n'est sensible qu'aux radiations comprises entre 0,4 et 0,8µ. Un rayonnement peut donc donner un éclairement énergétique intense et un éclairement lumineux nul s'il ne comprend pas de radiations visibles.

Dans le visible on a défini un facteur d'efficacité lumineuse qui est le quotient du flux lumineux et du flux énergétique d'un rayonnement sensiblement monochromatique de longueur d'onde λ. On constate que ce facteur k_λ varie beaucoup avec la longueur d'onde considérée, les individus, le champ angulaire et l'état de repos de l'œil. On a cependant dressé un tableau des valeurs d'efficacité lumineuse relative : rapport de k_λ sur le facteur d'efficacité maximale k_n relatif à l'œil humain moyen. Les données de ce tableau sont portées sur la figure 1 (courbe en trait plein). On voit sur cette courbe que la radiation bleue 0,47 µ et la radiation rouge 0,65 µ ont, à flux énergétique identique, une efficacité lumineuse dix fois plus faible que la radiation verte 0,555µ qui correspond au maximum de sensibilité de l'œil. Le facteur d'efficacité lumineuse de cette dernière est de 680 Lm/W.

Dans le cas d'un rayonnement complexe le rapport entre le flux énergétique et le flux lumineux dépend de la courbe spectrale d'émission de la source. On obtient le flux lumineux en effectuant, pour chaque tranche de longueur d'onde, le produit de l'intensité énergétique par le facteur d'efficacité relative et par le facteur d'efficacité maximale ; puis en additionnant les produits obtenus. Par exemple l'efficacité lumineuse du flux de rayonnement du soleil passe de 50 à 100 Lm/W lorsque la hauteur du soleil varie de 10 à 60° par suite de la variation de composition spectrale du rayonnement solaire direct. De même le rapport entre l'éclairement lumineux et l'éclairement énergétique d'une surface horizontale (rayonnement global) varie, par beau temps, de 33000 à 70 000 lux par calorie par centimètre carré et par minute, pour les mêmes hauteurs du soleil.

IV. — Principe de mesure des éclairements lumineux et énergétique.

1. Mesure des éclairements énergétiques

La mesure des éclairements énergétiques se fait en transformant l'énergie électromagnétique en énergie calorifique, puis en mesurant le flux de chaleur ainsi dégagé. La transformation s'effectue par absorption par une surface qui ne doit réfléchir aucune radiation (noir de fumée, noir de platine). La mesure du flux de chaleur se fait généralement à l'aide d'une pile thermoélectrique.

2. Mesure des éclairements lumineux

La mesure précise des éclairements lumineux se fait avec l'œil, en comparant à l'aide d'un photomètre l'éclairement lumineux à mesurer avec un éclairement lumineux étalon.

Cette mesure est délicate et nécessite un appareillage encombrant, aussi la remplace-t-on généralement par une mesure avec une cellule photo-électrique à couche d'arrêt. Ces appareils transforment directement l'énergie électromagnétique en énergie électrique. Ils sont, comme l'œil, très sélectifs, c'est-à-dire que le rapport entre le courant fourni et l'éclairement énergétique varie beaucoup avec la longueur d'onde. On recherche, pour mesurer les éclairements lumineux, des cellules à couche d'arrêt dont la courbe spectrale de sensibilité se rapproche le plus de celle de l'œil humain. On peut ainsi graduer en lux le milliampèremètre qui mesure le courant. On l'appelle alors un luxmètre. Toutefois, cet appareil présente un certain nombre d'inconvénients : 1/ On n'a pas proportionnalité entre l'éclairement et le courant débité ; 2/ Dans la plupart des appareils du commerce la courbe spectrale de sensibilité est assez différente de celle de l'œil ; 3/ Ces appareils ne sont généralement pas fidèles : ils ne donnent pas toujours le même courant sous un rayonnement identique.

V. — Efficacité photosynthétique des éclairements.

On sait que les végétaux sont sensibles aux rayonnements. Ils absorbent 70 à 75 p. 100 de l'énergie incidente et n'en utilisent qu'une fraction infime pour la photosynthèse ; le reste est dissipé dans l'atmosphère par rayonnement de grande longueur d'onde et par conduction-convection et est utilisé pour la transpiration végétale.

Seules les radiations visibles agissent sur la photosynthèse et il y a tout lieu de penser que la courbe de sensibilité spectrale des plantes est différente de celle de l'œil : en effet, ce dernier a son maximum de sensibilité dans le vert, alors que les plantes réfléchissent et transmettent dans le visible surtout des radiations vertes. Il est vraisemblable par ailleurs que ces courbes varient avec les espèces végétales, l'âge des plantes, les conditions de milieu dans lesquelles elles poussent. Les mesures sont assez rares et nous retiendrons celles effectuées en 1937 par HOOVER : ce dernier mesurait la quantité de gaz carbonique absorbé par des jeunes plants de blé soumis à diverses radiations monochromatiques d'intensités énergétiques égales. Les résultats de ses expériences sont reportés sur la figure 1 (courbe en tirets). De même que pour l'œil on a déterminé un facteur d'efficacité lumineuse relative, on peut pour les plantes définir

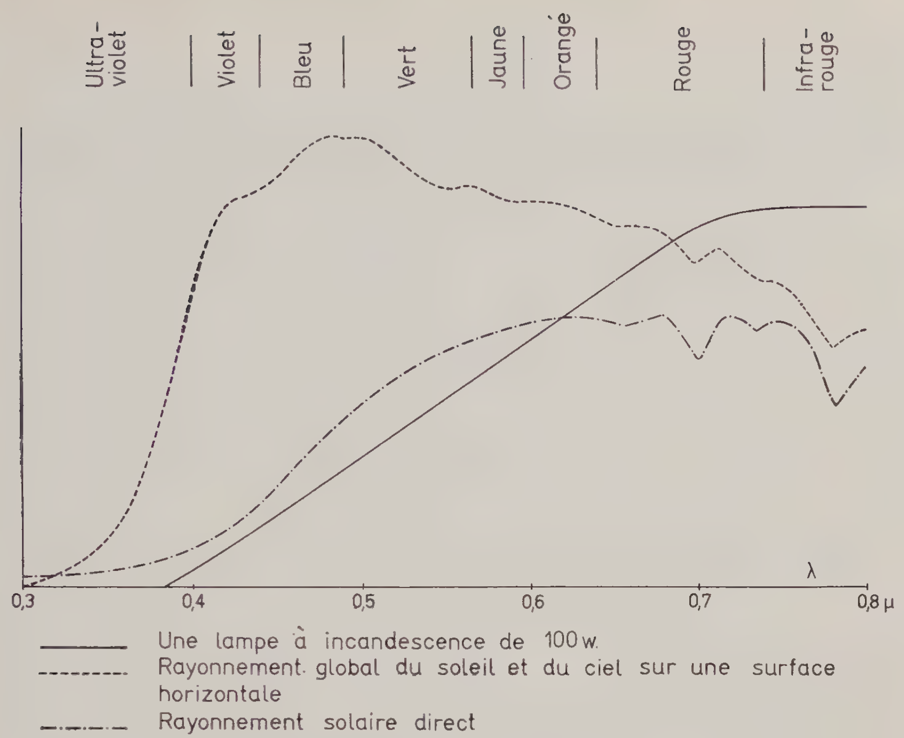


FIG. 2. — Spectres énergétiques d'une lampe à incandescence et de l'éclairement naturel (d'après KIMBALL).

FIG. 3. — Spectres énergétiques de tubes fluorescents utilisés pour l'éclairage des habitations.

un facteur d'efficacité photosynthétique relative. On peut également calculer, à partir de cette courbe et de la courbe spectrale d'émission du rayonnement, l'efficacité photosynthétique de la source utilisée.

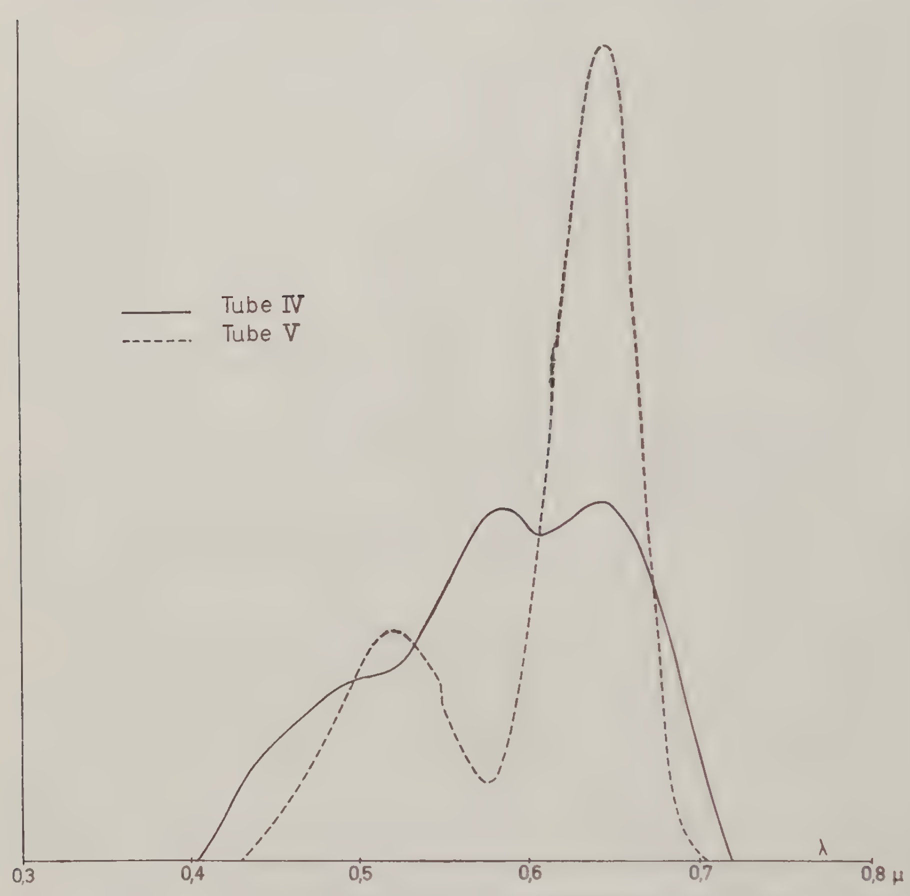


FIG. 4. — Spectres énergétiques de deux tubes fluorescents mis au point pour l'irradiation des plantes

VI. — Étude spectrale de quelques sources de rayonnement.

Etudions maintenant comment se répartit, dans le visible, l'énergie reçue sur une surface recevant le rayonnement de diverses sources. La figure 2 représente la courbe spectrale d'émission d'une lampe à incandescence de 100 W, du rayonnement solaire direct et du rayonnement global au milieu d'une belle journée d'été.

La figure 3 donne le spectre de trois lampes fluorescentes utilisées pour l'éclairage (Lumière du jour, Blanc doré et Blanc) et la figure 4 celui de deux tubes fluorescents mis au point pour la culture des plantes (Phytor et Rose spécial).

Le tableau I résume, pour chacune de ces sources, la quantité d'énergie qui tombe sur une surface dans les différentes régions spectrales pour un éclairement énergétique dans le visible de 1 mW/cm². Un tel éclairement peut être fourni par :

— Une lampe à incandescence de 100 W placée à 40 cm.

— Un tube fluorescent de 40 W placé à 25 cm.

— Le rayonnement solaire direct réduit 40 fois.

— Le rayonnement global au milieu d'une belle journée d'été réduit 60 fois.

(Notons les faibles éclairements obtenus par l'éclairage artificiel par rapport à ceux fournis par le soleil.)

TABLEAU I

Répartition énergétique de l'éclairement fourni par diverses sources (en μW/cm²).

Tranches de longueurs d'onde	Tubes fluorescents					Lampe à incand.	Rt solaire direct	Rt global
	I	II	III	IV	V			
< 0,40 μ	12	4	2	—	—	3	31	82
0,40 à 0,45 μ	210	145	137	38	5	32	46	144
0,45 à 0,50 μ	220	60	126	112	79	69	100	164
0,50 à 0,55 μ	208	175	191	153	157	105	142	156
0,55 à 0,60 μ	215	280	223	244	85	141	163	147
0,60 à 0,65 μ	125	270	212	253	444	177	175	139
0,65 à 0,70 μ	22	70	101	189	230	213	167	132
0,70 à 0,75 μ	—	—	10	11	—	265	207	118
0,75 à 1,10 μ	—	—	—	—	—	1200	800	460
> 1,10 μ	1300	1300	1300	1300	1300	8800	520	460
Total dans le visible..	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000
Energie totale........	2300	2100	2300	2300	2300	11000	2350	2000

On remarque immédiatement le mauvais rendement des lampes à incandescence qui émettent surtout dans l'infra-rouge ; l'utilisateur connaît l'inconvénient de l'éclairage des plantes avec des lampes à filament.

VII. — Éclairement lumineux, éclairement photosynthétique et réponse des luxmètres à différentes sources.

Supposons maintenant que nous recevions sur une surface, de la part des différentes sources envisagées, un éclairement énergétique dans le visible de 1 mW/cm² et proposons-nous de calculer les éclairements lumineux et photosynthétique, ainsi que les réponses que donneront deux types de luxmètres dont la courbe de sensibilité spectrale est donnée figure 5. Le tableau II résume le dépouillement effectué par tranche de 0,01 μ.

Les chiffres de la première ligne montrent que l'éclairement lumineux peut, à éclairement énergétique dans le visible égal, varier presque du simple au double (lampe à incandescence et tube II) suivant la composition spectrale.

La différence est encore accrue lorsque l'on compare l'éclairement lumineux à l'éclairement énergétique total ou le flux lumineux émis à la puissance consommée (les constructeurs indiquent 15 lm/W pour la lampe à incandescence et 60 lm/W pour le tube n° II).

L'efficacité photosynthétique (exprimée en unités arbitraires : quantité de CO_2 absorbé, de O_2 dégagé ou de matière sèche formée par

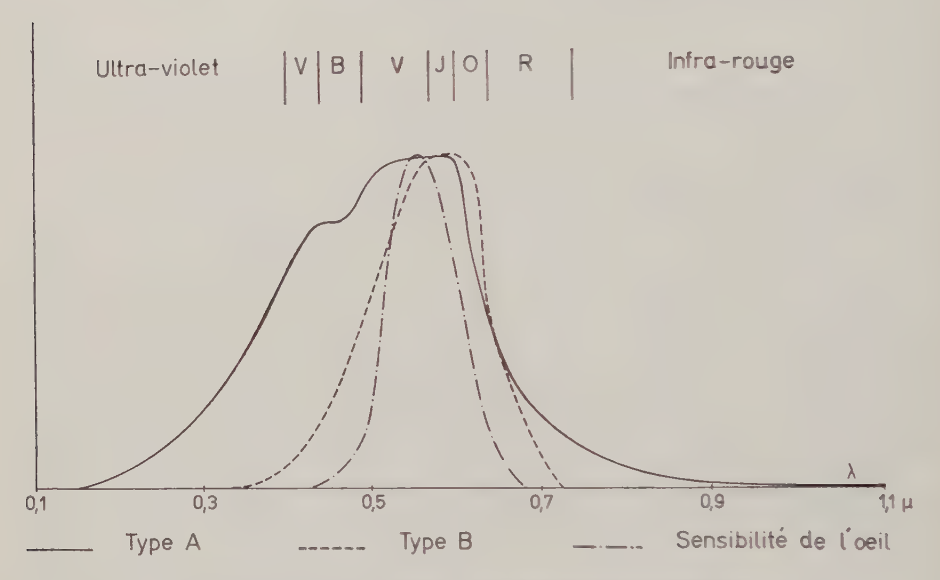


Fig. 5. — Courbe spectrale de sensibilité de deux luxmètres.

exemple) varie dans de moins grandes proportions (2e ligne). Toutefois, le quotient entre l'éclairement lumineux et l'efficacité photosynthétique (3e ligne) peut être nettement différent suivant la composition spectrale de la source de lumière utilisée. Lorsque l'on exprime l'éclairement reçu par des plantes en unités photométriques, on doit donc savoir que l'on obtient seulement un ordre de grandeur de l'énergie utilisable pour la photosynthèse.

Les mesures d'éclairement étant ordinairement faites à l'aide de luxmètres gradués sous des lampes à incandescence, on a calculé (4e et 5e lignes) les indications que doivent donner les luxmètres ayant les caractéristiques représentées sur la figure 5 sous les différentes sources. On voit qu'ils sous-estiment l'éclairement lumineux sous les tubes fluorescents, l'écart pouvant atteindre 27 p. 100 (ligne 6, tube II).

TABLEAU II

Éclairements lumineux et photosynthétique
et indications de deux luxmètres
pour un éclairement énergétique dans le visible de 1 *mW/cm*².

	Tubes fluorescents					Lampe incand.	Rt sol. direct	Rt global
	I	II	III	IV	V			
Eclairt lumin. (en lux)	2 715	3 025	2 740	2 670	2 045	1 680	2 025	1 975
Eclairt photosynthétique (unités arbitr.)	1 959	2 028	2 049	2 145	2 382	1 761	1 824	1 972
Eclairt lumin. / Eclairt photosynthétique	1,40	1,49	1,34	1,25	0,86	0,95	1,11	1,00
Luxmètre A	2 500	2 380	2 320	2 140	1 890	1 680	1 900	2 200
Luxmètre B	2 480	2 770	2 580	2 560	2 350	1 680	1 960	2 020
Eclairt lumin. / Luxmètre A	1,09	1,27	1,18	1,25	1,08	1,00	1,07	0,90
Eclairt lumin. / Luxmètre B	1,09	1,09	1,04	1,04	0,87	1,00	1,03	0,98
Efficacité photosynthétique / Luxmètre A	0,78	0,85	0,88	1,00	1,26	1,05	0,96	0,90
Efficacité photosynthétique / Luxmètre B	0,79	0,73	0,79	0,84	1,01	1,05	0,93	0,98

Enfin, les deux dernières lignes montrent que la mesure de l'efficacité photosynthétique à l'aide d'un luxmètre est peu précise, puisque pour la même indication avec le luxmètre A placé sous le tube V et le luxmètre B placé sous le tube II on aura des efficacités photosynthétiques respectives dans le rapport de 1,26 à 0,73. Pour calculer avec précision l'efficacité photosynthétique que peut fournir un éclairement donné, il faut disposer, en plus de l'indication du luxmètre, des courbes spectrales d'émission de la lampe, d'efficacité photosynthétique et de sensibilité du luxmètre ; or toutes ces courbes sont généralement très mal connues. Par ailleurs, le manque de fidélité et de précision des luxmètres contribue à augmenter considérablement les erreurs. Quelques mesures effectuées à l'aide de deux luxmètres de marque différente, sous diverses sources de rayonnement, donnaient parfois des indications concordantes, notamment sous des lampes à incandescence, mais indiquaient sous d'autres lampes des valeurs qui pouvaient différer entre elles du simple au double.

VIII. — Conclusion.

Cette brève étude, basée sur des données approximatives (spectres des lampes, courbes d'efficacité photosynthétique, courbes de sensibilité spectrale des luxmètres), suffit à montrer que, même avec des sources de lumière classiques, la représentation des besoins des plantes en unités lumineuses ne fournit qu'un ordre de grandeur de la valeur que l'on veut

mesurer. Les luxmètres, qui sont destinés à la mesure des éclairements lumineux et sont, dans ce cas, peu précis, ne peuvent donner que des indications approximatives sur la valeur d'un éclairement au point de vue photosynthétique. Quelques auteurs ont proposé d'utiliser, pour les mesures de physiologie végétale, un luxmètre associé à un filtre absorbant les radiations vertes. Un tel appareil doit fournir des indications plus valables que celles d'un luxmètre ordinaire ; mais avant de chercher à mettre au point un appareil précis de mesure des éclairements photosynthétiques, il est indispensable de connaître avec plus de précision les exigences des plantes au point de vue de la qualité de la lumière. Il faudra ensuite définir une unité d'éclairement photosynthétique.

Avril 1960.

LE PROBLÈME DU POTENTIEL DE L'EAU DANS LE SOL ET DE LA DISPONIBILITÉ DE L'EAU POUR LA VÉGÉTATION

Par

Marc HALLAIRE
Station centrale de Bioclimatologie, Versailles.

Introduction.

On sait que n'importe quel sol peut être caractérisé par une courbe donnant le potentiel capillaire de l'eau ψ en fonction de l'humidité H.

Ce potentiel ou différence d'énergie libre entre un gramme d'eau lié au sol et un gramme d'eau libre représente le travail qui doit être accompli pour extraire du sol un gramme d'eau. Il est de plus numériquement égal à la tension de l'eau dans le sol, tension que l'on sait attribuable aux phénomènes de capillarité ou d'adhésion du liquide aux parois solides.

Ces courbes sont maintenant déterminées en série grâce aux appareils d'extraction de l'eau sous pression conçus par RICHARDS. Elles permettent tout d'abord de fixer les valeurs de la capacité au champ et du point de flétrissement permanent, de déterminer en d'autres termes la gamme d'humidité utile.

La connaissance du potentiel ψ devrait en outre permettre d'interpréter deux phénomènes d'une importance essentielle : le transport de l'eau dans le sol et la disponibilité de l'eau pour le végétal.

En ce qui concerne le transport de l'eau dans le sol, la circulation que l'on observe normalement des zones les plus humides vers les zones plus sèches ne peut s'expliquer que par la différence de potentiel correspondante. Quant à la disponibilité de l'eau, on sait qu'au-dessous du point de flétrissement permanent, humidité correspondant à un potentiel d'environ 16 000 g. cm, l'eau du sol ne peut plus assurer la survie du végétal. On sait également que si la transpiration végétale décroît, à mesure que l'humidité s'approche de ce minimum, c'est parce que ce potentiel s'accroît. C'est pour cette même raison que le métabolisme végétal et par voie de conséquence les rendements diminuent sous l'effet de la sécheresse.

La connaissance de ce potentiel ψ, en fonction du taux d'humidité H, ne conduit pourtant pas à une compréhension parfaite des phénomènes rappelés ci-dessus. Lorsque l'on examine par exemple la variation relative de la transpiration végétale en fonction de l'humidité du sol, les courbes obtenues par les

différents auteurs (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7) se situent entre les deux extrêmes fort différents A et C reproduits sur la figure 2. De même de nombreux agronomes se sont efforcés de connaître l'effet de l'humidité du sol sur le rendement ; ils laissaient alors l'humidité H s'abaisser jusqu'à une valeur minimale plus ou moins proche selon le traitement du point de flétrissement H_1 et la ramenaient ensuite à la capacité au champ H_0 par irrigation. Or, ici encore les résultats

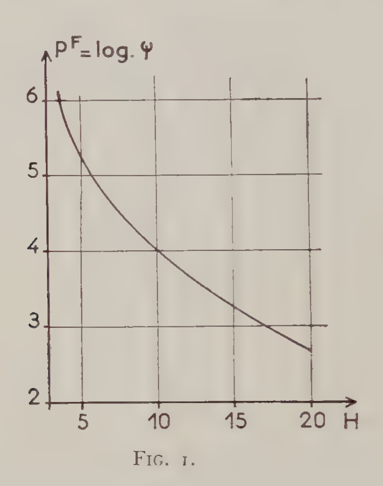


Fig. 1.

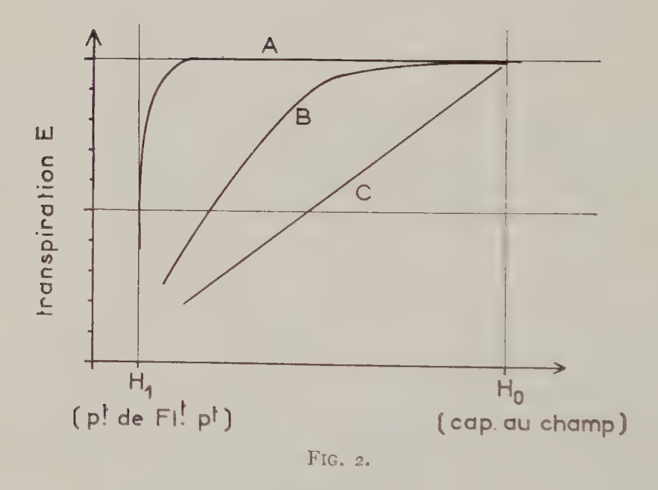


Fig. 2.

sont extrêmement contradictoires : les différences entre traitements étant ou n'étant pas significatives selon le cas (8). Le potentiel ψ (H) n'apparaît pas suffisant pour caractériser le climat hydrique auquel est soumis le végétal.

Quant à la circulation de l'eau dans le sol, les expériences que nous avons réalisées sur des colonnes soumises à l'évaporation à leurs faces supérieures nous ont amené à nier dans le phénomène en question toute signification à ce potentiel ψ (H) (12, 13, 14, 15).

Nous rappellerons les résultats de ces recherches sur le transport de l'eau vers une surface d'évaporation pour montrer que dans les conditions de régime

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, PARIS-VIIe. Tél. : INV 41.09.
Directeur : H. FERRU

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :
149, rue de Grenelle, PARIS-VIIe. Tél. : INV 41.09.

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1960

	FRANCE	ÉTRANGER	LE N°
SÉRIE A. — AGRONOMIE	40 NF	46 NF	8 NF
SÉRIE A *bis.* — PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE	15 NF	19 NF	5 NF
SÉRIE B. — AMÉLIORATION DES PLANTES	26 NF	30 NF	8 NF
SÉRIE C. — ÉPIPHYTIES	26 NF	30 NF	8 NF
SÉRIE C *bis.* — ABEILLE	18 NF	21 NF	6 NF
SÉRIE D. — ZOOTECHNIE	26 NF	30 NF	8 NF
SÉRIE E. — TECHNOLOGIE	26 NF	30 NF	8 NF

Chaque demande de changement d'adresse doit être accompagnée de **0,40** NF en timbres-poste.

Les demandes d'abonnements doivent être adressées au Régisseur des Publications de l'Institut National de la Recherche Agronomique, 149, rue de Grenelle, PARIS-VIIe C. C. P. : PARIS, 9064-43. Elles peuvent être également souscrites par l'intermédiaire de libraires dans les conditions habituelles.

TABLE DES MATIÈRES

Coïc (Y.) et Lesaint (Mme C.). — Les acides organiques de la Féverole (*Vicia faba L. minor*) : comparaison entre feuilles, racines, nodosités ; influence de la déficience en potassium ... 73

Mossé (J.). — Limites du domaine de solubilité de la zéine dans les mélanges eau-éthanol 85

Renard (H. A.). — Contribution à l'étude de l'influence de la gibberelline sur la dormance de certaines graines 99

Durand (R.). — Mesure et signification de l'éclairement en Physiologie végétale 109

Hallaire (M.). — Le problème du potentiel de l'eau dans le sol et de la disponibilité de l'eau pour la végétation 119

Chronique des livres 131

variable il est impossible d'expliquer le mouvement en se référant au potentiel ψ (H) habituellement considéré et pour montrer de plus que le véritable potentiel de l'eau semble essentiellement lié à la grandeur $\Delta H/\Delta t$, variation de l'humidité du sol par unité de temps.

Appliquant cette notion nouvelle au problème de la transpiration végétale, on vérifiera aisément que les résultats différents trouvés dans la littérature s'expliquent et s'ordonnent à partir du moment où l'on explicite la grandeur $\Delta H/\Delta t$.

I. — NON VALIDITÉ EN RÉGIME VARIABLE DE LA FONCTION POTENTIEL CAPILLAIRE-HUMIDITÉ

Les recherches que nous avons effectuées sur la circulation de l'eau dans le sol sous l'effet de l'évaporation ou de la transpiration végétale ont montré que le potentiel responsable des mouvements de l'eau n'était pas cette valeur ψ que l'on peut déterminer en laboratoire en fonction de l'humidité H.

On rappellera succinctement la technique expérimentale adoptée, les résultats auxquels a conduit cette étude et les conclusions qui s'en dégagent.

Les expériences étaient réalisées sur des colonnes de terre présentant au temps initial la même humidité initiale H_0. Ces colonnes étaient soumises à leur face supérieure à une évaporation E (mm/jour) réglable et que l'on pouvait évaluer à partir de la variation de poids ΔP des colonnes.

$$E = \frac{\Delta P}{S\Delta t} \qquad (\text{mm. jour}^{-1})$$

ΔP étant évalué en dg, la surface S en cm^2 et l'intervalle de temps Δt en jour.

Cette perte par évaporation correspond à tout instant à l'ensemble des pertes en eau du sol. Or, si l'on considère une tranche de sol d'épaisseur Δz et de densité apparente d, la hauteur d'eau h (en mm) cédée par cette tranche quand son humidité s'abaisse de ΔH est :

$$h = \frac{d}{10} \cdot \Delta H \cdot \Delta z \qquad (\text{mm}) \tag{1}$$

La hauteur d'eau cédée par unité de temps U sera donc :

$$U = \frac{d}{10} \frac{\Delta H}{\Delta t} \cdot \Delta z \qquad (\text{mm. jour}^{-1}) \tag{2}$$

Ainsi l'évaporation E (mm/jour) sera égale à la somme des pertes U (mm/jour) comptées depuis la surface vers la profondeur. Si U_1, U_2... représentent les pertes des tranches successives (1), (2)... on aura donc :

$$E = U_1 + U_2 + \cdots \qquad = \Sigma U \tag{3}$$

Remarquons encore que si l'on désigne par u la hauteur d'eau fournie en millimètres par jour et par tranche de sol d'épaisseur-unité (1 cm) :

$$u = \frac{U}{\Delta z} = \frac{d}{10} \cdot \frac{\Delta H}{\Delta t} \qquad (\text{mm} \cdot \text{jour}^{-1}\ \text{cm}^{-1}) \tag{4}$$

La dernière égalité peut alors s'écrire :

$$E = \int_0^\infty u dz \qquad (\text{mm} \cdot \text{jour}^{-1}) \tag{5}$$

Si l'évaporation, ou débit à la surface même du sol, est égale à la somme des pertes en eau du sol, le débit q à une profondeur quelconque z est donné de la même manière par la somme des pertes au-dessous du niveau considéré :

$$q = \int_z^{\infty} u dz \tag{6}$$

L'évaporation commande donc fatalement l'abaissement de l'humidité du sol et une circulation vers la surface. Il convient d'examiner à présent com-

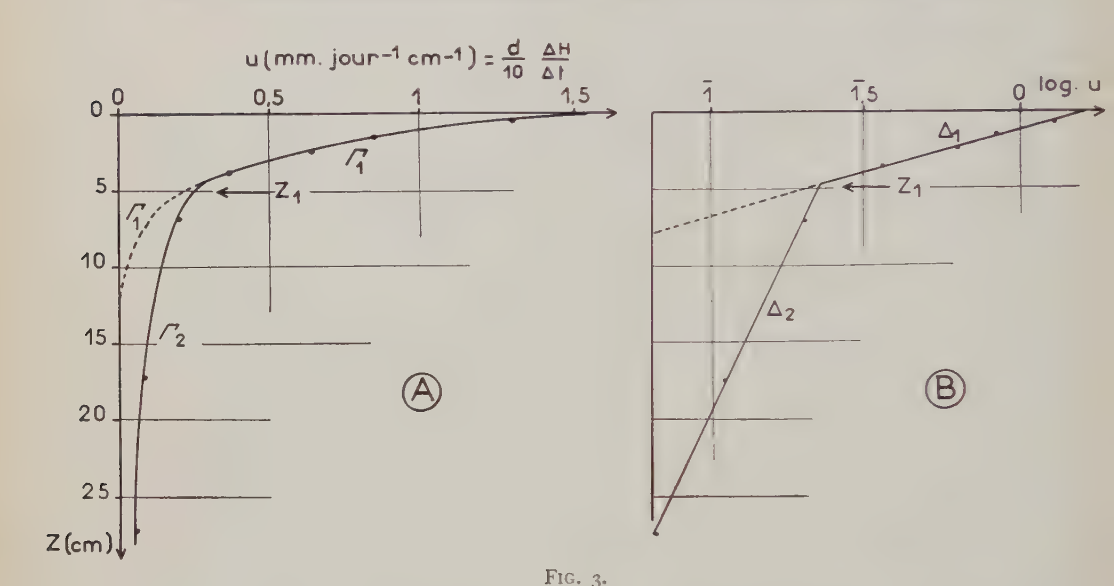


Fig. 3.

ment les pertes en eau du sol, u, se répartissent et le débit q varie en profondeur sous l'effet d'une évaporation donnée.

L'expérience montre que la quantité u, soit $\frac{d}{10} \cdot \frac{\Delta H}{\Delta t}$, varie avec la profondeur selon deux courbes exponentielles successives (courbes, Γ_1 et Γ_2 fig. 3 A) d'équations :

$$u = u_0 \, exp(- a_1 z) \qquad \text{et} \qquad u_0 = u'_0 \, exp(- a_2 z) \tag{7}$$

En effet, si l'on représente graphiquement la variation de log u en fonction de z, on trouve bien deux droites Δ_1 et Δ_2 (voir fig. 3B). Les équations de ces droites :

$$\log u = \log u_0 - \beta_1 z \qquad \text{et} \qquad \log u = \log u'_0 - \beta_2 z \tag{8}$$

sont équivalentes aux équations (7) si l'on pose :

$$\beta = a \log e \tag{9}$$

On a pu vérifier que la cassure où l'on passe d'une exponentielle à l'autre correspond, pour le sol étudié, à une valeur particulière de u. Pour le limon de Versailles cette dernière est de l'ordre de 0,2, ce qui correspond, si la densité d est 1,52 à une valeur de Δ H/Δt égale à 1,3 par jour.

En ce qui concerne le débit q, l'équation (6) montrait qu'il était donné par la somme des pertes u. L'intégration montre que q décroît avec la profondeur selon deux lois exponentielles pour tendre asymptotiquement vers zéro.

Le transport de l'eau ainsi constaté de la profondeur vers la surface signifie que le potentiel auquel l'eau est soumise diminue dans le même sens.

L'action du potentiel de la pesanteur est évidemment à rejeter si la surface évaporante est la face la plus élevée puisque l'eau circule alors contre les forces de la pesanteur.

Si l'on se réfère au potentiel capillaire ψ (H), on peut expliquer en première analyse le débit per ascensum de l'eau. Au cours du phénomène, la surface se montre en effet d'une humidité plus faible que la profondeur et ce gradient d'humidité correspondrait à un gradient de potentiel susceptible d'assurer les déplacements de l'eau dans le sens observé. Une recherche plus poussée du phénomène montre toutefois que les déplacements constatés sont absolu-

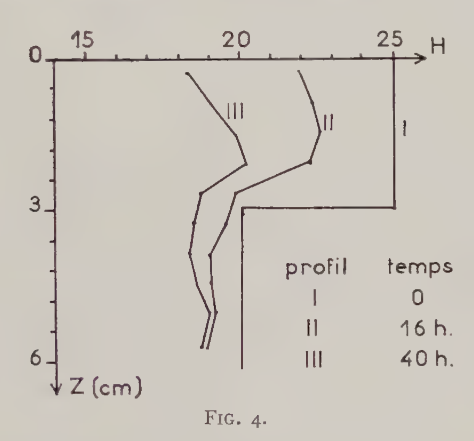


FIG. 4.

ment indépendants de la valeur et du signe du gradient d'humidité, indépendants par conséquent de la valeur et du signe du gradient de ψ (H). Il suffit pour s'en convaincre de modifier légèrement les humidités initiales de la colonne de terre.

Soit une colonne de sol dont l'humidité H est en début d'expérience plus élevée dans les premiers centimètres que dans la profondeur (fig. 4). On constate que les couches de la profondeur se dessèchent dès que la surface est soumise à l'évaporation. L'eau perdue par ces couches s'est dirigée vers la surface à contre-gradient en franchissant une couche plus humide. Un tel phénomène prouve bien que l'eau est alors soumise à un tout autre potentiel que ψ (H).

Toutefois, on peut se demander dans quelle mesure la loi de variation de u (ou de $\Delta H/\Delta t$) avec la profondeur z est affectée par l'humidité du sol H. Dans ce but on a soumis à une même évaporation des colonnes de sol dont les profils hydriques initiaux étaient différents (fig. 5A). La première tranche de 3 cm était selon le cas à une humidité de 18, 20, 21, 22, 23, 24 et 26, tandis qu'au delà de 3 cm l'humidité était partout de 22. Les nouvelles humidités observées après un certain temps dans les deux tranches de sol 0-3 et 3-6 cm donnent dans chaque cas la variation d'humidité ΔH, d'où l'on déduit $\Delta H/\Delta t$ ou si l'on veut la hauteur d'eau cédée par jour et par tranche d'épaisseur-unité,

$$u = \frac{d}{10} \cdot \frac{\Delta H}{\Delta t}.$$

Examinons alors comment, dans chacune des deux tranches considérées 0-3 et 3-6 cm, *u* varie en fonction de l'humidité initiale de la tranche supérieure. Les variations (fig. 5 B) n'ont aucun caractère systématique ; ainsi les influences possibles de l'humidité du gradient d'humidité ou du gradient du potentiel capillaire ψ (H) apparaissent négligeables. Or, le mouvement constaté implique une différence de potentiel et permettrait même à la rigueur de la définir. Étant donné que la seule loi expérimentale fidèle concerne la variation en profondeur de la quantité $\Delta H/\Delta t$ on est amené à penser que cette

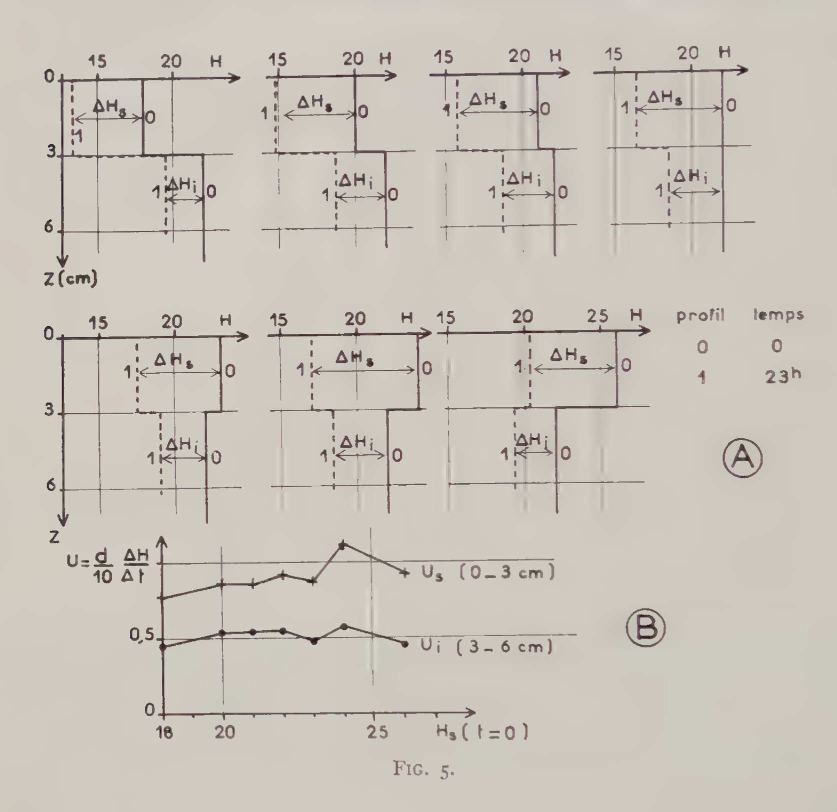


Fig. 5.

grandeur n'est pas simplement une conséquence du mouvement mais que, facteur essentiel du potentiel réel de l'eau dans les conditions de régime variable, elle est responsable de ce déplacement, la circulation se faisant obligatoirement des zones à $\Delta H/\Delta t$ faible vers celles où $\Delta H/\Delta t$ est plus élevé.

Ces quelques résultats relatifs à la diffusion de l'eau peuvent suffire pour comprendre et interpréter les phénomènes relatifs à la transpiration végétale dont il sera maintenant question. Remarquons toutefois que d'un point de vue théorique les formules de thermodynamique utilisées pour la détermination du potentiel capillaire ne sont valables que dans les conditions de réversibilité c'est-à-dire d'équilibre. Dans les conditions de non-équilibre, celles précisément que l'on envisage actuellement, ces formules deviennent insuffisantes en raison de la production d'entropie due à la variation d'état du sol. Or, cette variation d'entropie est justement caractérisée à chaque niveau par la grandeur $\Delta H/\Delta t$.

Nous nous efforçons actuellement de préciser ces aspects théoriques sur la base de la thermodynamique des systèmes irréversibles et y reviendrons sans doute prochainement.

II. — TRANSPIRATION VÉGÉTALE, HUMIDITÉ DU SOL ET VITESSE DE DESSÈCHEMENT

Les résultats qui viennent d'être rapportés nous ont incité à répéter les expériences sur la transpiration végétale, en nous référant alors non seulement à l'humidité du sol H mais aussi à la variation dans l'unité de temps de cette humidité $\Delta H/\Delta t$.

a) **Technique expérimentale.**

Les expériences ont été réalisées en laboratoire sur du blé d'hiver. En ce qui concerne le sol, on a opéré sur le limon de Versailles dont la capacité au champ est 25 et le point de flétrissement permanent est 9.

Une certaine masse de terre était prélevée en plein champ avec le végétal, par simple carottage dans un tuyau plastique. Selon le diamètre (6 à 12 cm) et la hauteur (5 à 10 cm) de la carotte de terre, la masse de sol prélevée M variait de quelque 200 à 1 500 g. On avait soin toutefois de s'en tenir à des dimensions telles que toute la masse de terre soit bien prospectée par les racines et que dès lors l'humidité s'abaisse de façon homogène. On s'assurait avant carottage que l'humidité du sol était au voisinage de la capacité au champ et l'on procédait éventuellement à une irrigation préalable.

L'élément ainsi obtenu (tuyau, terre et végétal) était placé en laboratoire dans des conditions qui dans le temps devaient demeurer aussi constantes que possible. Par contre, on faisait varier volontairement les conditions d'évaporation d'un élément à l'autre en les approchant plus ou moins des lampes électriques.

Des pesées régulières donnaient le poids P des éléments et par conséquent aussi les pertes par transpiration végétale $\Delta P/\Delta t$. Ces pesées permettaient en outre de calculer l'humidité moyenne du sol : connaissant l'humidité initiale de la terre H_i et l'humidité finale H_f (déterminée directement en fin d'expérience après flétrissement du végétal) ainsi que les poids correspondants P_i et P_f, on peut en déduire H par interpolation :

$$H = H_i - \frac{H_i - H_f}{P_i - P_f}(P_i - P) \quad (10)$$

Quant à la variation d'humidité par unité de temps, elle est donnée par :

$$\frac{\Delta H}{\Delta t} = \frac{H_i - H_f}{P_i - P_f}\frac{\Delta P}{\Delta t} \quad (11)$$

On notera d'ailleurs que la formule donnant l'humidité du sol en fonction du poids d'eau contenue dans le sol, p, et de la masse de terre M

$$H = \frac{p}{M} \times 100 \quad (12)$$

permet d'écrire :

$$\frac{\Delta H}{\Delta t} = \frac{100}{M} \frac{\Delta p}{\Delta t} \quad (13)$$

Si l'on néglige les variations de poids du végétal, on peut confondre alors ΔP et Δp et écrire la formule précédente :

$$\frac{\Delta H}{\Delta t} = \frac{100}{M} \frac{\Delta P}{\Delta t} \quad (14)$$

En rapprochant les équations (11) et (14) on voit que le cœfficient $\frac{H_i - H_f}{P_i - P_f}$ figurant dans la formule (11) est égal à 100/M.

L'équation (14) montre en outre comment il est possible de faire varier à volonté la grandeur $\Delta H/\Delta t$ en jouant soit sur la masse de terre M, soit sur la transpiration $\Delta P/\Delta t$.

b) **Résultats.**

La transpiration végétale E peut être représentée par la perte de poids dans l'unité de temps, c'est-à-dire par la grandeur $\Delta P/\Delta t$ considérée ci-dessus. Or, on a remarqué (formule (14)) que la variation journalière d'humidité $\Delta H/\Delta t$ est proportionnelle à la transpiration $E = \Delta P/\Delta t$. Pour juger de la variation relative de cette dernière en fonction de H, on peut donc tout aussi bien représenter en ordonnées la variation de $\Delta H/\Delta t$.

Par ailleurs, si l'on peut parler d'une transpiration potentielle E_p (transpiration observée quand l'humidité du sol est optimale et que seules les conditions extérieures limitent le phénomène) et d'une transpiration réduite E_r (transpiration inférieure à la précédente du fait des conditions de sécheresse), rien n'empêche d'introduire également les notions de $(\Delta H/\Delta t)$ potentiel et de $(\Delta H/\Delta t)$ réduit.

Adoptant la représentation indiquée plus haut ($\Delta H/\Delta t$-H) et en jouant sur les évapotranspirations potentielles et sur les masses de terre M, nous avons été conduit à des faisceaux de courbes tels que celui représenté figure 6. On voit que chaque courbe comprend trois parties qui sont dans le sens des humidités décroissantes :

— un palier où $\Delta H/\Delta t$ (c'est-à-dire également E) apparaissent constants et qui correspond ainsi aux conditions de transpiration potentielle ;

— une partie linéaire où $\Delta H/\Delta t$ décroît avec l'humidité selon l'équation $\frac{\Delta H}{\Delta t} = \alpha\,(H-H'_1)$. Ce résultat signifie que H décroît en fonction du temps selon une loi exponentielle pour tendre asymptotiquement vers H'_1. Il est à noter ici que ce taux d'humidité H'_1 est inférieur au point de flétrissement permanent H_1 (5,5 au lieu de 9 dans le cas présent) ;

— enfin une queue de courbe observée en fin de dessèchement du sol et qui s'écarte de la droite indiquée ci-dessus, de sorte que l'humidité peut s'abaisser en fait au-dessous de la valeur H'_1, considérée à l'instant.

Ces courbes permettent de retrouver les différents résultats dont la littérature fait état.

Soit le cas par exemple où la valeur initiale, c'est-à-dire encore potentielle, de $\Delta H/\Delta t$ est faible ce qui correspond à une transpiration $\frac{\Delta P}{\Delta t}$ elle-même peu élevée et à une masse de terre M importante. Le palier intéresse alors

une gamme étendue des humidités. La transpiration $\Delta P/\Delta t$ demeurera donc potentielle jusqu'à une valeur de H qui peut être assez voisine du point de flétrissement permanent. Ce résultat rejoint la thèse soutenue par VEIHMEHER (voir courbe A fig. 2).

Au cas contraire où la valeur initiale ou potentielle de $\Delta H/\Delta t$ est élevée (évapotranspiration potentielle élevée et M petit), le palier est court et $\Delta H/\Delta t$ commence à décroître alors que l'humidité est encore proche de la capacité au champ. Transposé sur le graphique de la figure 2, ce résultat conduit à une

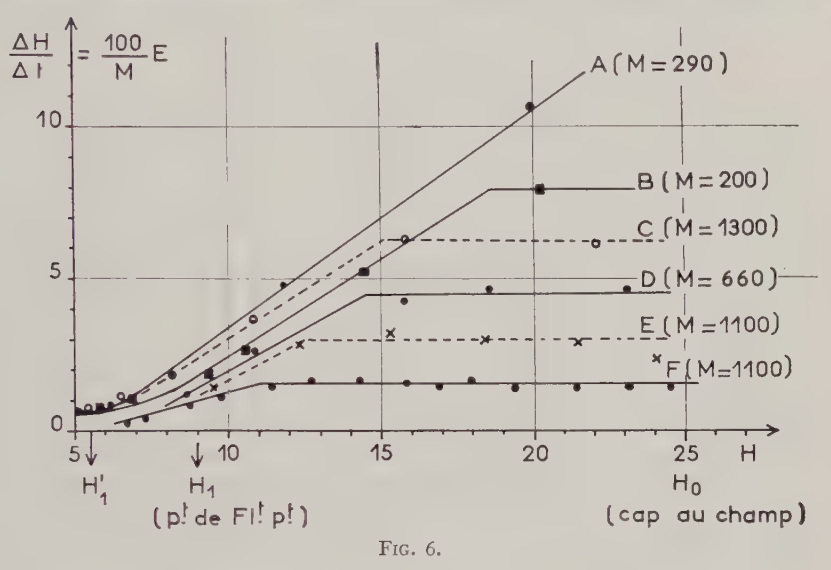


FIG. 6.

courbe du type de C et va ainsi à l'appui de la thèse soutenue par RICHARDS. L'ensemble des courbes obtenues (fig. 6) montre que tous les intermédiaires sont possibles.

Certains auteurs (9, 10, 11) avaient déjà souligné qu'à une humidité donnée du sol, la transpiration végétale pouvait être potentielle ou réduite selon que l'évapotranspiration potentielle E_p était faible ou intense. Cette remarque est conforme aux résultats qui viennent d'être exposés, puisque $(\Delta H/\Delta t)_p$ et E_p sont proportionnels. Il convient toutefois de remarquer que l'évapotranspiration potentielle E_p n'est qu'un des facteurs qui déterminent $(\Delta H/\Delta t)_p$, le second facteur étant la masse de sol M. On peut en effet vérifier (fig. 6) que l'on obtient les mêmes courbes si l'on joue simultanément sur $(\Delta P/\Delta t)_p$ et M de façon que $(\Delta H/\Delta t)_p$ soit le même. Le facteur directement responsable de la réduction de la transpiration est donc bien $(\Delta H/\Delta t)$.

Dans les conditions naturelles, le seuil de l'évapotranspiration potentielle, au-delà duquel la transpiration est réduite, dépendra par conséquent non seulement de l'humidité du sol, mais aussi de la profondeur du système radiculaire.

On soulignera pour finir le caractère très général, semble-t-il à présent des faisceaux de courbes représentés figure 6 : ce sont les mêmes courbes que l'on a pu obtenir en répétant les expériences en éclairage discontinu à condi-

tion de porter en ordonnées non pas les valeurs moyennes de $\Delta H/\Delta t$ mais celles correspondant aux phases d'éclairement.

Par ailleurs, si l'on adjoint à la carotte de sol porteuse de racines une autre masse de terre, cette dernière se desséchera également, bien qu'à un rythme moindre, par suite d'un transport d'eau liquide vers la zone de succion radiculaire. Mais dans la représentation ($\Delta H/\Delta t$-H) on retrouve les mêmes courbes que celles de la figure 6 si l'humidité considérée est celle de la terre explorée par le système radiculaire.

CONCLUSION

Dans les phénomènes de transport de l'eau dans le sol, le potentiel efficace paraît essentiellement commandé par la valeur de $\Delta H/\Delta t$ et l'influence du taux d'humidité est apparue négligeable. Les expériences relatives à la transpiration végétale ne permettent évidemment pas de négliger l'influence de l'humidité du sol H, mais elles mettent encore en évidence le rôle prépondérant de la grandeur $\Delta H/\Delta t$. Ces deux phénomènes conduisent à conclure que l'état de l'eau dans le sol ne peut être seulement défini par le taux d'humidité H et que le potentiel total de l'eau dans le sol dépend dans une large mesure de son taux d'extraction $\Delta H/\Delta t$. Sans doute cette grandeur résulte-t-elle de l'intensité des phénomènes transpiratoires et doit à ce point de vue être considérée comme un effet ; mais inversement elle est une cause, puisqu'elle est susceptible de modifier le potentiel de l'eau du sol et par là même sa disponibilité pour la plante.

Cette étude apportera peut-être la réponse à différents problèmes que se posent les physiologistes et les agronomes. Elle permet tout d'abord d'interpréter des résultats contradictoires en ce qui concerne la transpiration végétale et de mieux comprendre les réactions du végétal aux conditions de sécheresse, telles que les variations d'ouverture des stomates ou de déficit de pression de diffusion des feuilles. Quant au problème de l'irrigation on ne saurait trop souligner que la détermination de l'humidité du sol ne suffit pas pour juger de la nécessité d'irriguer, il faut également tenir compte de la profondeur de la frange radiculaire et des évapotranspirations potentielles instantanées.

Mais ce qui, pensons-nous, ressort essentiellement de ce travail, c'est l'insuffisance de la thermodynamique classique relative aux systèmes réversibles et fermés pour permettre une interprétation cohérente des échanges de matière et d'énergie entre le sol, le végétal et l'atmosphère. Ces phénomènes méritent d'être étudiés à la lumière des notions nouvelles envisagées dans la thermodynamique des systèmes irréversibles (16, 17, 18, 19).

RÉSUMÉ

Le potentiel capillaire ξ (H), que l'on détermine en fonction de l'humidité H (fig. 1) est une donnée souvent insuffisante pour expliquer la réduction de la transpiration ou de la croissance végétales (fig. 2). Ce potentiel apparaît de

même sans valeur lorsqu'on analyse les déplacements de l'eau dans un sol en voie de dessèchement par suite d'une évaporation superficielle (fig. 4, 5).

Ce dernier phénomène, qui correspond à un régime variable (H non constant), est caractérisé par une certaine loi de variation de $\Delta H/\Delta t$ avec la profondeur z (fig. 3), loi qui ne semble pas affectée par la valeur et le signe du gradient d'humidité. On est ainsi conduit à voir dans cette grandeur le facteur essentiel du potentiel de l'eau dans les conditions de régime variable.

En ce qui concerne de même la réduction de la transpiration végétale au cours du dessèchement du sol, les résultats très divers cités dans la littérature s'expliquent et s'ordonnent si l'on explicite la valeur de $\Delta H/\Delta t$ (fig. 6).

Au point de vue théorique, ces résultats suggèrent la nécessité de réenvisager la notion de potentiel sur les bases de la thermodynamique des systèmes irréversibles caractérisés par la production d'entropie.

Reçu pour publication le 13 juin 1960.

RÉFÉRENCES BILBIOGRAPHIQUES

(1) KELLEY (O. J.). — Requirement and availability of soil water. *Advances in Agronomy*, vol. XI, 67-94, 1954.

(2) LOWRY (William P.). — The falling of evaporative soil moisture loss. A critical evaluation. *Bull. of the American Meteor. soc.*, vol. 40, 605-608, 1959.

(3) LEMON (E. R.). — The potentialities for decreasing soil moisture evaporation loss. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **20**, 120-125.

(4) VEIHMEYER (F. J.) et HENDRICKSON (A. H.). — Rates of evaporation from wet and dry soils and their significance. *Soil Sci.*, vol. 80, 61-68, 1955.

(5) CLOSS (R. L.). — Transpiration from plants with a limited water supply. Arid Zone Research XI. Clim. and Microclim. Proceedings of the Canberra symposium. UNESCO, 168-171.

(6) SLATYER (R. O.). — Availability of water to plants. Arid Zone Research XI. Clim. and Microclim. Proceedeings of the Canberra Symposium UNESCO, 1959-163.

(7) HIDE (J. C.). — Observations on factors influencing the evaporation of soil moisture. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, vol. 18, 234, 1954.

(8) STANHILL (G.). — The effects of differences in soil moisture status on plant growth. A review and analysis of soil moisture regime experiments. *Soil Sci.*, vol. 84, 205-210, 1957.

(9) MAKKINK (G. F.) et VAN HEEMST (H. D. J.). — The actual evapotranspiration as a function of the potential evapotranspiration and the soil moisture. *Netherlands Journal of Agric. Sci.*, vol. 4, 67-72, 1956.

(10) SLATYER (R. O.). — Evapotranspiration in relation to soil moisture. *Netherlands Journ. of Agric. Sci.*, vol. 4, 73-76, 1956.

(11) BIERHUIZEN (J. F.). — Plant growth and soil moisture relationships. Arid Zone Research. Actes du Colloque de Madrid UNESCO (*sous presse*).

(12) HALLAIRE (M.) et HENIN (S.). — Sur la non validité de l'équation de conductivité pour exprimer le mouvement de l'eau non saturante dans le sol. *C. R. Acad. Sci.*, **246**, 1720-1722, 1958.

(13) HALLAIRE (M.) et HENIN (S.). — Dessèchement du sol et profils hydriques. *C. R. Acad. Sci.*, **246**, 2151-2153, 1958.

(14) HALLAIRE (M.). — Soil water movement in the film and vapor phaes under the influence of evapotranspiration. Highway Research Board, Special Report 40.
(15) HALLAIRE (M.). — La circulation de l'eau dans le sol sous l'effet de l'évapotranspiration et l'utilisation des réserves profondes. Arid Zone Research. Actes du Colloque de Madrid, UNESCO (sous presse).
(16) DENBIGH (K. G.). — The thermodynamics of the steady state. London : Methuen et Co LTD, New-York John Viley and Sons, Inc.
(17) DE GROOT (S. R.). — Thermodynamics of irreversible processes. Amsterdam, North Holland Publishing Company.
(18) PRIGOGYNE (I.). — Étude thermodynamique des phénomènes irréversibles. Paris, Dunod Éditeur. Liège, Desoers Éditeur.

CHRONIQUE DES LIVRES

KAMEL (M. S.). — **A physiological study of shading and density effects on the growth and the efficiency of solar energy conversion in some field crops.** 101 pp. Meded. Lanbouwhorgesch, 59, 5, 1959.

Cette étude fait suite à un article de 19 pages paru dans la même revue.

Dans l'introduction l'auteur présente quelques généralités concernant la photosynthèse ; il considère que l'énergie utilisable dans ce processus est celle correspondant aux longueurs d'onde du spectre visible de la lumière solaire comprises entre 3 500 et 7 500 A (soit environ 40 à 50 p. 100 de la radiation globale incidente).

Le chapitre suivant comporte une revue bien faite de la littérature ; elle porte sur l'efficacité photosynthétique de l'énergie solaire, sur l'influence de l'ombrage et de la densité sur la croissance.

Les espèces végétales choisies pour cette étude sont d'une part une orge et d'autre part une variété locale de betterave. Les essais furent menés en plein champ à Wageningen en 1957 et 1958.

Dans les expériences d'ombrage (100 p. 100, 80 p. 100, 50 p. 100, 25 p. 100 de la pleine lumière) des écrans en forme de cage sont placés à demeure.

Les densités utilisées pour l'Orge sont de 500, 250 et 125 graines au m^2, celle de 250 étant considérée comme valeur normale ; pour la betterave, 8,3 plantes au m^2 comme densité normale et 25 comme plantation dense.

Les cultures sont faites sur sol sableux convenablement fumé et irrigué.

Sur ces bases l'auteur a multiplié au maximum le nombre de mensurations biologiques : longueur des tiges, des entrenœuds, des feuilles, des épis, poids sec et poids frais des racines, tiges et gaines, limbes, épis, etc. A partir de ces mensurations, il calcule de nombreux pourcentages et rapports. Il est de plus précisé que d'autres données concernant les Betteraves seront publiées ultérieurement.

Dans cet ensemble très important de résultats, où l'on perd un peu de vue l'idée directrice, chacun pourra puiser quelques informations sur ce qui l'intéresse plus spécialement.

Les données concernant les racines sont à signaler, car elles ne sont pas très fréquentes dans la littérature.

Dans le chapitre consacré à l'ombrage les résultats les plus nets portent sur la diminution très importante de la longueur de l'épi, la réduction du nombre et du poids des graines produites par plante avec l'ombrage, la réduction de la surface foliaire par plante ; par contre l'auteur constate une augmentation relative du poids sec des feuilles par rapport au poids sec total de la plante avec l'ombrage ainsi qu'une réduction du rapport Racines/Parties aériennes.

L'efficacité photosynthétique moyenne est maximale pour la pleine lumière, bien qu'elle soit un peu plus forte en début et en fin de végétation pour les parcelles ombrées.

Pour la densité il n'y a pas de résultats bien nouveaux : tout conduit à conclure que la densité normale est celle qui donne le meilleur rendement final.

B. de P.

LECLERCQ (R). — **La création Scientifique. Complément au guide théorique et pratique de la recherche expérimentale** — Ed. Gauthier-Villars (1959).

Le livre de M. LECLERCQ tente une analyse méthodique du mécanisme de l'invention, de tous les facteurs qui sont susceptibles d'y entrer en jeu : intellectuels, spirituels, physiques, génétiques, sociaux, climatiques, etc...

Après la revue de quelques exemples historiques précis et bien connus, l'auteur procède à l'analyse proprement dite des processus jalonnant la démarche de l'inventeur ou du chercheur. Il en tire les conclusions pour un meilleur rendement scientifique dans la société future.

L'examen du mécanisme de l'invention auquel procède l'auteur consiste en grande partie dans une juxtaposition de pensées ou d'allusions aux théories d'une myriade de philosophes et de savants dont les noms remplissent abondamment les pages de l'ouvrage, et on peut regretter que les idées ainsi jetées dans la discussion soient souvent à peine effleurées. Peut-être eût-il été préférable d'en approfondir quelques-unes, quitte à en réduire le nombre. Il est vrai que traiter d'un si ample sujet en quatre-vingts pages est une véritable gageure.

En tout cas, l'ouvrage atteint un de ses buts essentiels : faire réfléchir les lecteurs, les chercheurs actuels ; les astreindre à un retour sur eux-mêmes et leur ouvrir les yeux aux problèmes importants que pose la recherche pour la société à venir.

J. MOSSÉ.

Le Directeur-Gérant : B. LACLAVIÈRE.

Imprimerie BUSSIÈRE à Saint-Amand (Cher,) France. — 25 - 7 - 1960.

Dépôt légal : 3e trim. 1960. N° d'impression : 78.